

S ~~3692~~

D234

I a

Aus dem Institut für Meereskunde an der Universität Kiel
Sonderforschungsbereich 95 (Wechselwirkung Meer - Meeresboden)

DER "BENTHOSGARTEN" IN DER KIELER BUCHT
EXPERIMENTE ZUR BODENTIERÖKOLOGIE



Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu
Kiel

vorgelegt von
Heye Rumohr
aus Hamburg
Kiel, Mai 1980

Referent:

Korreferent:

Tag der mündlichen Prüfung:

Zum Druck genehmigt:

Prof. Dr. G. Hempel

Priv.-Doz. Dr. G. Arndt

9. Juli 1980

Kiel, den 9. Juli 1980

gez. Allkoffer
Tebau

"Wer zuerst kommt, mahlt zuerst."

(Sachsenspiegel, 13. Jahrhundert)

Danksagung

Herrn Prof. G. Hempel danke ich für die Unterstützung und kritische Durchsicht dieser Arbeit. Ebenso danke ich Herrn Dr. habil. W. Arntz für kollegiale Zusammenarbeit und Diskussionen während des Benthosgartenprojektes sowie für die konstruktive Kritik am Manuskript.

Herrn Dr. K. W. Ockelmann und anderen Mitarbeitern des Marinobiologischen Laboratoriums in Helsingør bin ich zu großem Dank verpflichtet für die Einführung in die Bestimmung der Jugendstadien des Makrobenthos.

Ohne die engagierte Hilfe der wissenschaftlichen Tauchgruppe Kiel - insbesondere von Roger Mason, der einen Großteil der Taucheinsätze organisierte - wäre dieses Projekt nicht durchzuführen gewesen. Allen beteiligten Tauchern sage ich meinen aufrichtigen Dank.

Die Besatzung des F.K. "Littorina" steuerte mit großem Einsatz und konstruktiven Verbesserungsvorschlägen wesentlich zum guten Ablauf des Unternehmens bei.

Zu besonderem Dank bin ich Jilali Jibli verpflichtet, der während zweieinhalb Jahren einen Großteil der Proben sortierte. Mit Betroffenheit und Trauer mußten wir akzeptieren, daß er mit seinem Leben nicht die Geduld hatte, die er für die Proben aufbrachte.

P. Prutz zeichnete mit großem Engagement alle Abbildungen und war eine unerläßliche Hilfe sowohl bei der Vorbereitung des Experiments als auch bei den Einsätzen auf See. Allen ungenannten Mitarbeitern, Kollegen und Freunden sowohl im SFB 95 als auch im Institut für Meereskunde sage ich meinen Dank für vielfältige Hilfe und Diskussionen.

Nicht zuletzt danke ich meiner Frau, die während dieser Zeit für einen wesentlichen Teil unseres Lebensunterhaltes sorgte und mir ermöglichte, mich ganz dem Benthosgartenprojekt zu widmen.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1.	Einleitung	1
1.1	Bisherige Versuche in der Kieler Bucht	4
2.	Material und Methode	7
2.1	Biologische Versuchseinrichtungen im Benthosgarten	7
2.1.1	Versuchssubstrat	14
2.2	Versuchsaufbau "Benthosgarten"	14
2.3	Sperrgebiet "Hausgarten"	15
2.4	Forschungskutter "Littorina"	15
2.5	Wissenschaftliche Tauchgruppe	16
2.6	Probennahme	16
2.6.1	Meiofauna und juvenile Makrofauna	16
2.6.2	Makrofauna	18
2.6.3	Zusätzliche Probennahme	19
2.6.4	Unterwasser-Photographie	19
2.6.5	Hydrographische Registrierungen	21
2.7	Aufarbeitung im Labor	22
2.7.1	Bestimmungsliteratur	23
2.8	Verlauf	23
2.9	Diskussion	27
3.	Ergebnisse	31
3.1	Hydrographie	31
3.2	Meroplanktisches Larvenangebot	50
3.3	Gemeinschaftsentwicklung	52
3.3.1	Allgemeiner Verlauf	52
3.3.2	Abundanz	57
3.3.3	Artenzahl	66
3.3.4	Dominanz	71
3.3.5	Similarität	85
3.3.6	Diversität	88
3.3.6.1	Artenreichtum nach MARGALEFF	88
3.3.6.2	Diversität H' nach SHANNON & WIENER	90
3.3.7	Äquität (evenness)	92
3.4	entfällt	95
3.5	Einzelbetrachtung der Arten	96
3.5.1	Allgemeine Vorbemerkungen zur Bestimmung der Bivalvier	96

	Seite
3.5.2 <u>Musculus marmoratus</u>	98
3.5.3 <u>Mytilus edulis</u>	100
3.5.4 <u>Astarte spp.</u>	104
3.5.5 <u>Montacuta bidentata</u>	105
3.5.6 <u>Cardium fasciatum</u>	109
3.5.7 <u>Cyprina islandica</u>	111
3.5.8 <u>Spisula subtruncata</u>	115
3.5.9 <u>Abra alba</u>	116
3.5.10 <u>Macoma baltica, M. calcarea</u>	123
3.5.11 <u>Phaxas pellucidus</u>	124
3.5.12 <u>Saxicava arctica, S. rugosa</u>	126
3.5.13 <u>Aloidis gibba</u>	130
3.5.14 <u>Mya truncata</u>	132
3.5.15 <u>Zirphaea crispata</u>	136
3.5.16 Allgemeine Bemerkungen zur Bestimmung der Polychaeten	137
3.5.17 <u>Harmothoë spp.</u>	138
3.5.18 <u>Pholoë minuta</u>	140
3.5.19 <u>Eteone spp.</u>	142
3.5.20 <u>Anaitides mucosa</u>	142
3.5.21 <u>Nephtys spp.</u>	143
3.5.22 <u>Polydora spp.</u>	146
3.5.23 <u>Disoma multisetosum</u>	151
3.5.24 Seltene Polychaeten	154
3.5.25 <u>Pherusa plumosa</u>	154
3.5.26 <u>Scalibregma infl.</u>	155
3.5.27 <u>Pectinaria koreni</u>	155
3.5.28 <u>Euchone papillosa</u>	158
3.5.29 <u>Crustacea</u>	159
3.5.30 Sonstige	163
3.6 Diskussion der Ergebnisse	166
3.6.1 Voraussetzungen im Pelagial für eine Neubesiedlung	166
3.6.2 Gemeinschaftsentwicklung	168
3.6.3 Diskussion der einzelnen Arten	176
4. Allgemeine Diskussion	182
5. Zusammenfassung	186
6. Literatur	188
<u>Anhang</u>	
Lebenslauf	

1. Einleitung

Untersuchungen der Bodentierfauna in aquatischen Systemen basierten bis vor einigen Jahren auf Methoden, die sich im Grunde seit 100 Jahren nicht wesentlich verändert haben. Standardgeräte wie Greifer und - später - Kastenlote und andere Geräte zum Herausstechen einer begrenzten Menge Meeresboden samt in- und aufwohnender Fauna arbeiten nach wie vor blind in einem System, dessen oft rasche Übergänge in der Fauna durch Bodentopographie, Sedimentfacies und andere abiotische Faktoren bestimmt werden. Die ständige Unsicherheit, ob bei der nächsten Probennahme noch die gleiche Population beprobt wird, zieht sich durch die meisten Felduntersuchungen hindurch. Durch Annahme von großräumigen typischen Gemeinschaften wie z.B. der Albra alba-Gemeinschaft oder der Macoma baltica-Gemeinschaft ist man dem Problem der kleinräumigen Verteilung des Benthos und seiner Dynamik auf engem Raum bisher weitgehend aus dem Wege gegangen.

Um diesen Unsicherheiten zu begegnen und die Vorgänge an der Grenzfläche zwischen Meer und Meeresboden genauer verstehen zu können, muß der Forscher selbst in den von ihm zu untersuchenden Lebensraum eindringen und vor Ort mit gezielter Probennahme und Experimenten in situ das Geschehen erfassen. Laboruntersuchungen - so wichtig sie bei der Lösung von Einzelproblemen sind - können nicht Untersuchungen im natürlichen Milieu ersetzen. Hierbei ist die Taucherei von zentraler Bedeutung; der Augenschein vermag dem Untersucher Erkenntnisse zu vermitteln, die durch Probennahme vom Schiff und andere indirekte Verfahren nur schwer und zum Teil durch Vorurteile getrübt zu gewinnen sind.

Der Sonderforschungsbereich 95 ("Wechselwirkung Meer - Meeresboden") der Universität Kiel, von dem fortan als "SFB 95" die Rede sein wird, hat es sich zur Aufgabe gemacht, die Grenzfläche zwischen Meer und Meeresboden in interdisziplinärer Zusammenarbeit genauer zu untersuchen, um zu quantitativen Aussagen über Umsatzvorgänge in diesem Subsystem zu kommen.

Gegenüber physikalischen, chemischen und sedimentologischen Untersuchungen anderer Teilprojekte war die vorliegende Arbeit eingebettet in langjährige Untersuchungen zur Struktur- und Dynamik des Makrobenthos (ARNTZ, 1978), die mit funktionalen und öko-physiologischen Untersuchungen (SCHRAMM, 1978; SMETACEK, 1978) den biologisch-ökologischen Part des SFB 95 bildeten.

Produktionsbiologische Untersuchungen in aquatischen Lebensräumen trafen oft auf den Umstand, daß eine klare Trennung der Jahresklassen der einzelnen Arten nur schwer möglich ist und daß man mit seiner Untersuchung in einen fließenden Prozeß einsteigen muß. Diesem Umstand kann man nur begegnen, wenn man im System auf Null anfängt, diese Abläufe zu untersuchen. Dies kann zum einen geschehen, indem man nach natürlichen Umweltkatastrophen (Ausfrieren, O₂-Mangel) oder nach menschlichen Eingriffen (Ausbaggern, Umweltveränderungen durch Gift und andere Verschmutzung) die Neubesiedlung und Stabilisierung der Gemeinschaft verfolgt. Zum anderen aber kann man diesen Zustand auch experimentell herbeiführen, was den Vorteil mit sich bringt, einigermaßen kontrollierte Bedingungen zu haben.

Ersteren Ansatz haben einige Autoren aus verschiedenen Regionen der Welt verfolgt: ZIEGELMEIER (1964, 1970), CRISP (1964), ROSENBERG (1972, 1973), PEARSON (1972, 1975), STICKNEY & PERLMUTTER (1975), LEPPÄKOSKI (1975), OLIVER et al. (1977), BONSDORF (1979).

Den zweiten Ansatz einer experimentellen Manipulation des Meeresbodens haben bisher nur wenige Untersucher aufgenommen: BRUNSWIG et al. (1976), McCALL (1977), GUERIN (1977), RICHTER & SARNTHEIN (1977).

In der vorliegenden Arbeit wird die Initialbesiedlung und frühe Sukzession auf organismenfreien Weichböden beschrieben und so gezeigt, wie eine Neubesiedlung nach katastrophalen Zusammenbrüchen der Fauna in der Kieler Bucht vor sich gehen kann.

Dabei wurde mit neuen Methoden ein Teil der Benthosfauna untersucht, der bei den meisten Makrobenthosuntersuchungen unberücksichtigt blieb, nämlich die temporäre Meiofauna, d.h. Larval- und Jugendstadien der Makrofauna. Während die tradi-

tionelle Benthosforschung das Probenmaterial mit 1mm-Sieben - bestenfalls mit 0,5mm-Sieben bearbeitet, wurde hier über 125 μ Maschenweite geschlämmt, um wirklich alle Larven und Juvenilen der Makrofauna zu erfassen. Auch in der Probennahme wurde gezielter vorgegangen. Alle Proben wurden von Tauchern mit Stechröhren bzw. durch Wegnahme ganzer Sedimentbehälter, also "präformierter Proben" gewonnen. Der gesamte Versuch wurde mit dem gleichen "künstlichen Meeresboden" durchgeführt, der in seiner Korngrößenzusammensetzung der des umgebenden Bodens angeglichen war. Kurzzeit- und Langzeitversuche wurden unter Einbeziehung verschiedener Höhenstufen über dem Meeresboden (bis 5 m) zu einem Benthosexperimentierfeld - dem "Benthosgarten" - vereinigt, in dem die Entwicklung einer Bodentiergemeinschaft von Anbeginn an verfolgt werden konnte. Gleichzeitig wurden biotische und abiotische Einflußgrößen erfaßt und registriert.

Die Lösung der Fragen nach der Etablierung und Entwicklung einer Bodentiergemeinschaft muß auf dem Individuen- und Gemeinschaftsniveau erfolgen. Im Einzelnen werden folgende Fragen untersucht:

- a) Wie ist das Ansiedlungsverhalten und die Juvenilentwicklung der einzelnen Arten, d.h., wie entwickelt sich der Habitus von der Larvenschale zur adulten Schale bzw. vom postlarvalen Polychaeten zur adulten Form? Wie hoch ist die Mortalität und wie schnell das Längenwachstum der einzelnen Arten in dieser frühen Entwicklungsphase?
- b) Wie wird ein organismenfreier mariner Weichboden von Evertebratenlarven besiedelt, und wie entwickelt sich die Gemeinschaft im Ganzen?
- c) Wie wirken abiotische und biotische Faktoren, d.h. Temperatur, Salinität, O_2 , Strömung, Bodenabstand und Larvenangebot, Konkurrenz, Wegfraß durch Räuber auf die Gemeinschaft und ihre einzelnen Glieder?

Im Hintergrund steht letztlich die Frage nach der Stabilität einer Benthosgemeinschaft unter unvorhersagbaren marinen Umwelt-

bedingungen. Dies können einmal natürliche hydrographische Fluktuation sein, zum anderen aber nehmen Verunreinigungen und andere Folgen menschlichen Wirkens immer mehr an Bedeutung für die marine Lebewelt zu. Das festsitzende Benthos ist den Einwirkungen des vorbeiströmenden Wassers und seiner Schadstoffe in besonderem Maße ausgesetzt. Es bietet auch die beste Möglichkeit für Untersuchungen der Streßtoleranz von Gemeinschaften. Es ist gewiß kein Zufall, wenn insbesondere auf dem Gebiet der Verschmutzungsforschung Benthosuntersuchungen in jeder Beziehung an erster Stelle stehen (zusammenfassende Darstellung dieser Problematik und Literatur in PEARSON und ROSENBERG, 1978).

1.1 Bisherige Versuche in der Kieler Bucht

Ausgehend von BLEGVAD's Käfigexperimenten im Limfjord 1928 begann ARNTZ Anfang der 70er Jahre in der Kieler Bucht damit, in der Zone höchster Makrobenthosproduktivität auf ca. 20 m Wassertiefe Netzkäfige auszubringen, die einen Teil des Bodens vor Räubern abschirmen sollten (Abb. 1 a). Dies mißlang (ARNTZ, 1977); stattdessen ergaben sich interessante Aspekte der selektiven Ausbeutung des Benthos durch Kleinfische und Strandkrabben, die ihrerseits wiederum durch den Versuchsaufbau vor der Verfolgung durch Dorsche geschützt wurden.

1974 kamen die "Benthoskästen" (Abb. 1 b) hinzu, 1 x 1 m große Stahlkästen, die mit Sediment gefüllt waren, das aus 20 m Wassertiefe genommen war und dessen Organismen durch sechswöchige Trocknung an Land abgetötet waren. Hier sollte geprüft werden, wie ein Weichboden wiederbesiedelt wird und wie der Weg zu einer "normalen" Gemeinschaft verläuft. Offenbar aufgrund des sehr hohen Gehaltes an organischer Substanz im verwendeten Sediment kam es jedoch zu einer Verzögerung der Erstbesiedlung und durch "eingefangene" Algen zwischen und in den Kästen zu teilweisen Zusammenbrüchen der Fauna (BRUNSWIG et al., 1976).

Trotz aller Unzulänglichkeiten haben diese Versuche schon wichtige Hinweise erbracht, wie eine Neubesiedlung vonstatten

geht (BRUNSWIG et al., 1976). Große Probleme bereitete jedoch die fleckenhafte Verteilung der einzelnen Arten, aufgrund derer die Probennahme innerhalb der Benthoskästen mit Hilfe von Taucherstechkästen (200 cm^2) nur bei den häufigeren Arten statistisch verlässliche Ergebnisse brachte.

Eine andere Fragestellung lag den Versuchen mit Sedimentwannen zugrunde, die in 2 m, 5 m und 7 m über dem Meeresboden verankert, von luftgefüllten Traktorreifen in der Wassersäule getragen wurden. Sie waren gefüllt mit drei verschiedenen Versuchssubstraten (Ton, Sand, Kies). Diese Versuche mit den sog. "Schwebesubstraten" (Abb. 1 c) sollten Aufschluß geben über Substratpräferenz von siedelnden Kalkschalenproduzenten und deren Karbonatproduktion in Abhängigkeit von der Wassertiefe und von hydrographischen Parametern. Leider blieb bei diesen Arbeiten die gesamte "Weichfauna" (Polychäten etc.) unberücksichtigt, so daß Vergleiche nur mit Einschränkungen möglich sind (SARNTHEIN & RICHTER, 1974; RICHTER & RUMOHR, 1976; RICHTER & SARNTHEIN, 1977).

Auch auf Hartböden wurde in der Kieler Bucht experimentiert (MEYER, 1975). Da Hartböden jedoch in der Westlichen Ostsee recht selten sind (mit Ausnahme der Hafenanlagen in den Fjorden und Segelhäfen), spielen derartige Untersuchungen für die Betrachtung der gesamten Bucht nur eine untergeordnete Rolle.

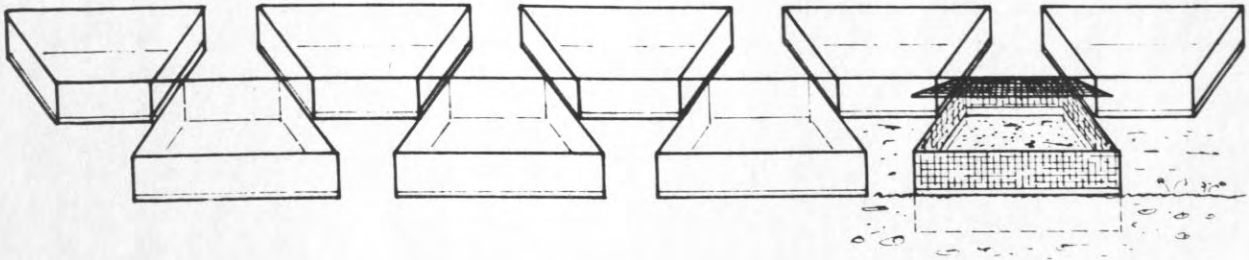


Abb.1 a: "Benthoskäfige" zum Ausschluß von Räubern über einem Teil des Meeresbodens (ARNTZ, 1977)

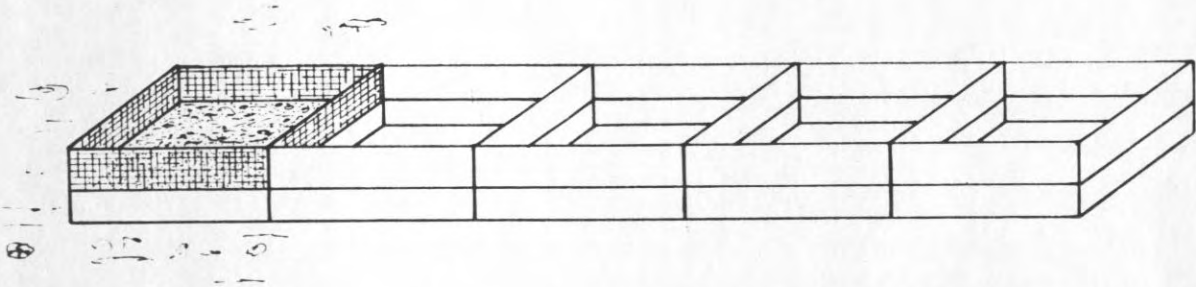


Abb.1 b: "Benthoskästen" zur Wiederbesiedlung von natürlichem, organismenfreiem Substrat unter experimentellen Bedingungen (BRUNSWIG et al., 1976)

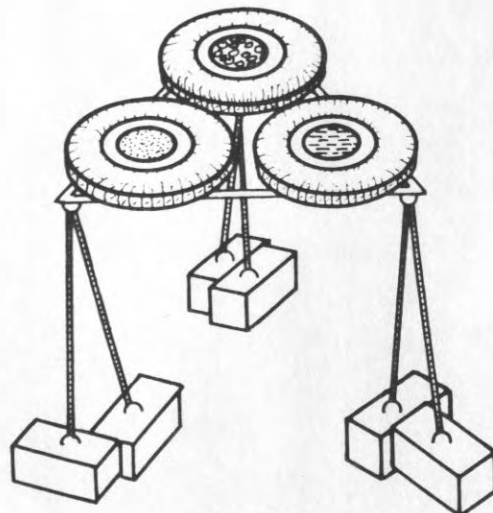


Abb.1 c: "Schwebesubstrate Semiramis" zur Erforschung der Substratpräferenz von siedelnden Kalkschalenproduzenten (SARNTHEIN & RICHTER, 1974)

2. Material und Methoden

In diesem Kapitel werden die biologischen Versuchseinrichtungen und der gesamte Versuchsaufbau des "Benthosgartens" beschrieben. Darüber hinaus wird tiefer eingegangen auf die Grundvoraussetzungen, die für ein solches Freilandexperiment erfüllt sein müssen. Dem schließt sich eine Darstellung der angewandten Methoden sowohl im Feld als im Labor an mit einer Schilderung des technischen Ablaufs. Den Abschluß dieses Kapitels bildet eine Diskussion der dargestellten Themen.

2.1 Biologische Versuchseinrichtungen im "Benthosgarten"

Mit Substrat gefüllte Behälter verschiedener Größe waren die Grundlage für alle biologischen Versuche. Im Einzelnen waren es: 24 große Eternitschalen ("W") mit einem oberen Durchmesser von 1,50 m, 40 cm Höhe und 46 cm Standfläche (Abb. 2). Diese Behälter waren als Langzeitversuch gedacht und wurden erst ab Dezember 1976, d.h. ein Jahr nach dem Aussetzen sukzessive als Ganzes gehoben. Im ersten Jahr wurde auf vier von ihnen die Gemeinschaftsentwicklung mit kleineren Proben verfolgt (s.a. Probenahme). Angesichts des schrägen Randes und einer nicht immer 100%igen Füllung wird im Folgenden von einer 1,5 m² großen Oberfläche ausgegangen.

Zum Aussetzen und Bergen wurde ein Hievgeschirr entwickelt, in dem die Wanne wie in einem Gürtel ruht (Abb. 3). Die vier Stroppen des Hahnepoots werden mittels eines Abstandskreuzes um den Rand der Wanne herumgeführt. Der Verschluss ist ein Schäkel ohne Bolzen, der von einem überdimensionierten Splint mit einer Schlaufe verbunden wird und sich so durch den Druck selbst beklemmt. Außerdem kann er vom Taucher selbst bei schlechter Sicht - und das ist der Normalfall - mittels einer Reißleine gelöst werden. Das einzige Risiko bei dieser Methode liegt in unsachgemäßem, groben Anreißen mit dem Kran und - außenbords hängend - bei schwankendem Schiff und Kollision mit der Bordwand.

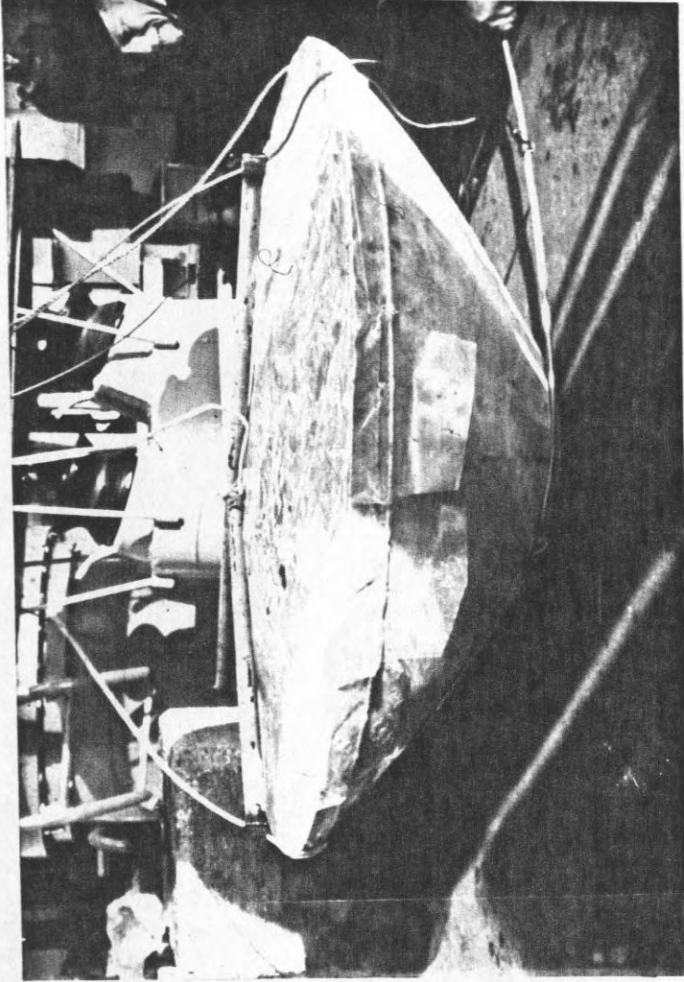
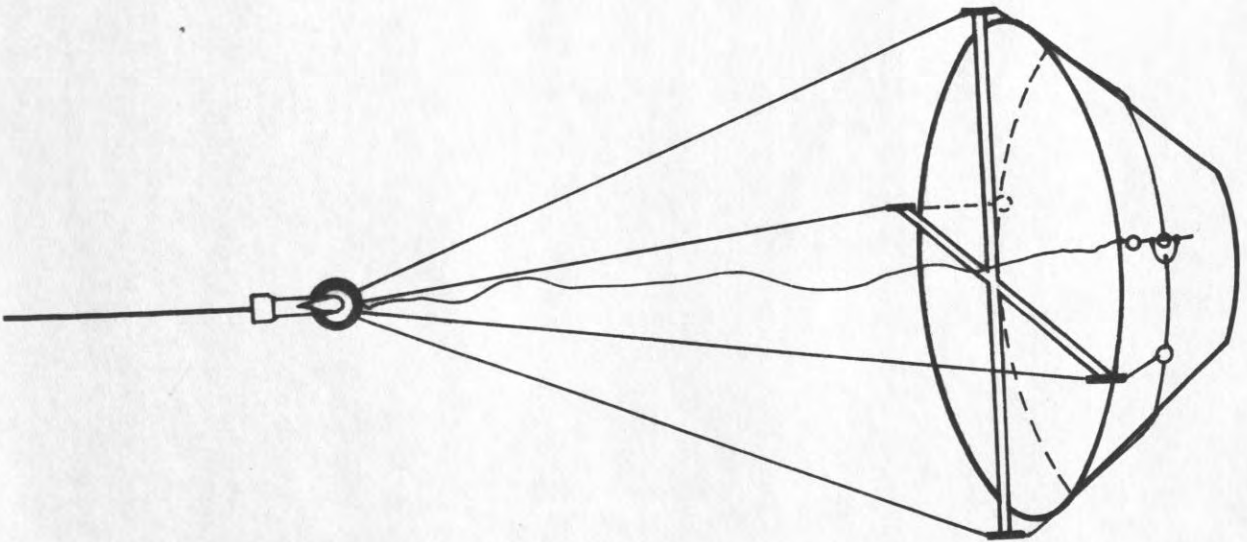


Abb. 2 (oben): Große Versuchswanne vor dem Aussetzen

Abb. 3 (links): Hievgeschirr für große Versuchswannen



Zur Erfassung der kurzzeitigen Veränderungen im ersten Jahr des Experiments dienten 400 1,5 l Polyäthylen (Gefrier-)-Dosen (Abb. 4), die sowohl am Boden als auch auf 70 cm hohen Tischen ausgebracht und später in regelmäßigen Abständen geborgen wurden. So konnten bei Schonung der großen Behälter die Ereignisse der Initialbesiedlung und frühen Sukzession in größerer Auflösung verfolgt werden. Die Sedimentoberfläche der 200 Behälter am Boden ("B") lag 10 cm über dem selben. Ein Eingraben der Behälter war wegen des unter der Deckschicht anstehenden Geschiebemergels nicht möglich. Außerdem wäre es durch aufgewirbelte Organismen zu einer frühzeitigen Kontamination und Besiedlung gekommen, was den Anfang verfälscht hätte. Bei den 200 Behältern auf Tischen ("T", Abb. 5) sollte eine direkte Einwanderung und Einschwemmung von Fauna aus der Umgegend verhindert werden.

Der gleichzeitigen Erfassung des Larvenfalls in größerer Entfernung vom Meeresboden - wenn auch noch unter der sommerlichen Sprungschicht - dienten die Schwebesubstrate ("S 19" und S 16", Abb. 6). Ihr technischer Aufbau ist bereits an anderer Stelle beschrieben worden (SARNTHEIN & RICHTER, 1974), so daß hier eine kurze Rekapitulation genügt.

Getragen von luftgefüllten Traktorreifen werden je drei $0,1 \text{ m}^2$ Polyäthylenwannen in der Wassersäule gehalten. Die drei Reifen sind auf einen Eisenrohrrahmen montiert, der wiederum an dünnen Stahlseilen von schweren Betonankersteinen gehalten wird. Die Einsatzhöhe war in unserem Experiment 2 m bzw. 5 m über dem Boden, d.h. in 19 m bzw. 16 m Wassertiefe. Aus technischen Gründen wurden sie 5 m außerhalb des Algenzaunes (s.u.) ausgesetzt. Die unmittelbare Nähe zum Untersuchungsort bleibt dabei gewahrt.



Abb. 4 : Kleine Behälter am Boden

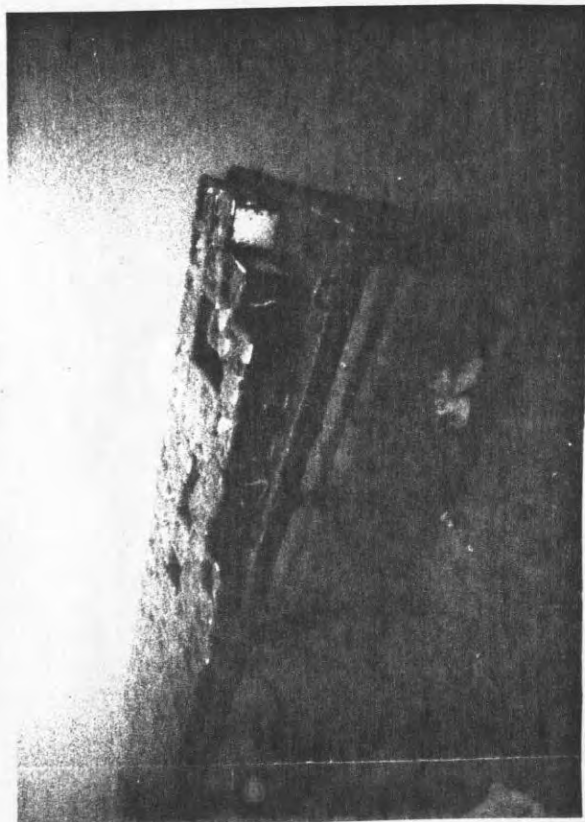


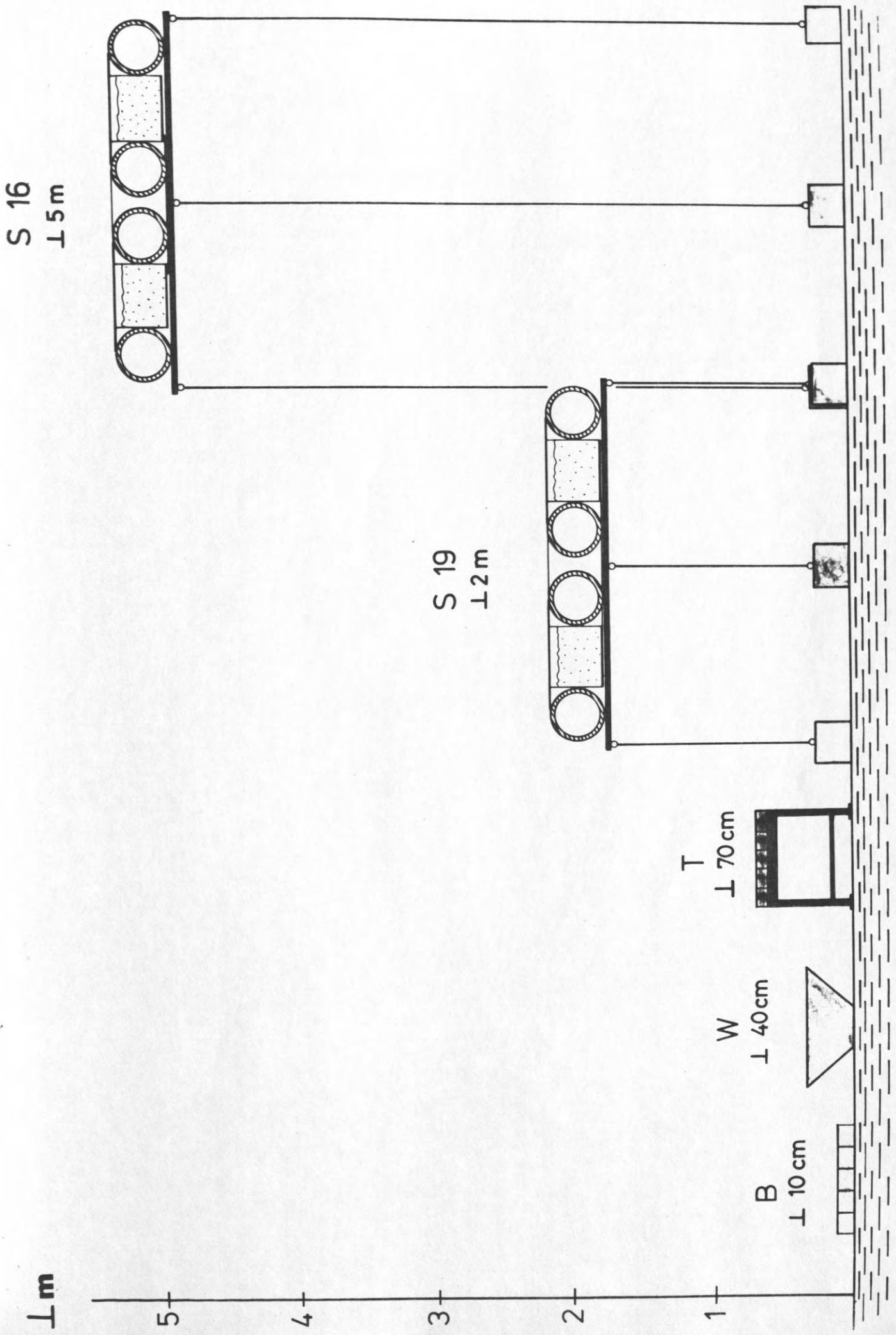
Abb. 5 : Kleine Behälter auf Tischen



Abb 6 : Schwebesubstrat vor dem Aussetzen

Legende zu Abb. 7 :

Position der verschiedenen Versuchsbehälter
und Abstand vom Boden. Symbole : B = kleine
Behälter am Boden; W = große Versuchswannen;
T = kleine Behälter auf Tischen; S 19 =
Schwebesubstrat 2 m über Grund (19 m Wasser-
tiefe); S 16 = Schwebesubstrat 5 m über Grund
(16 m Wassertiefe)



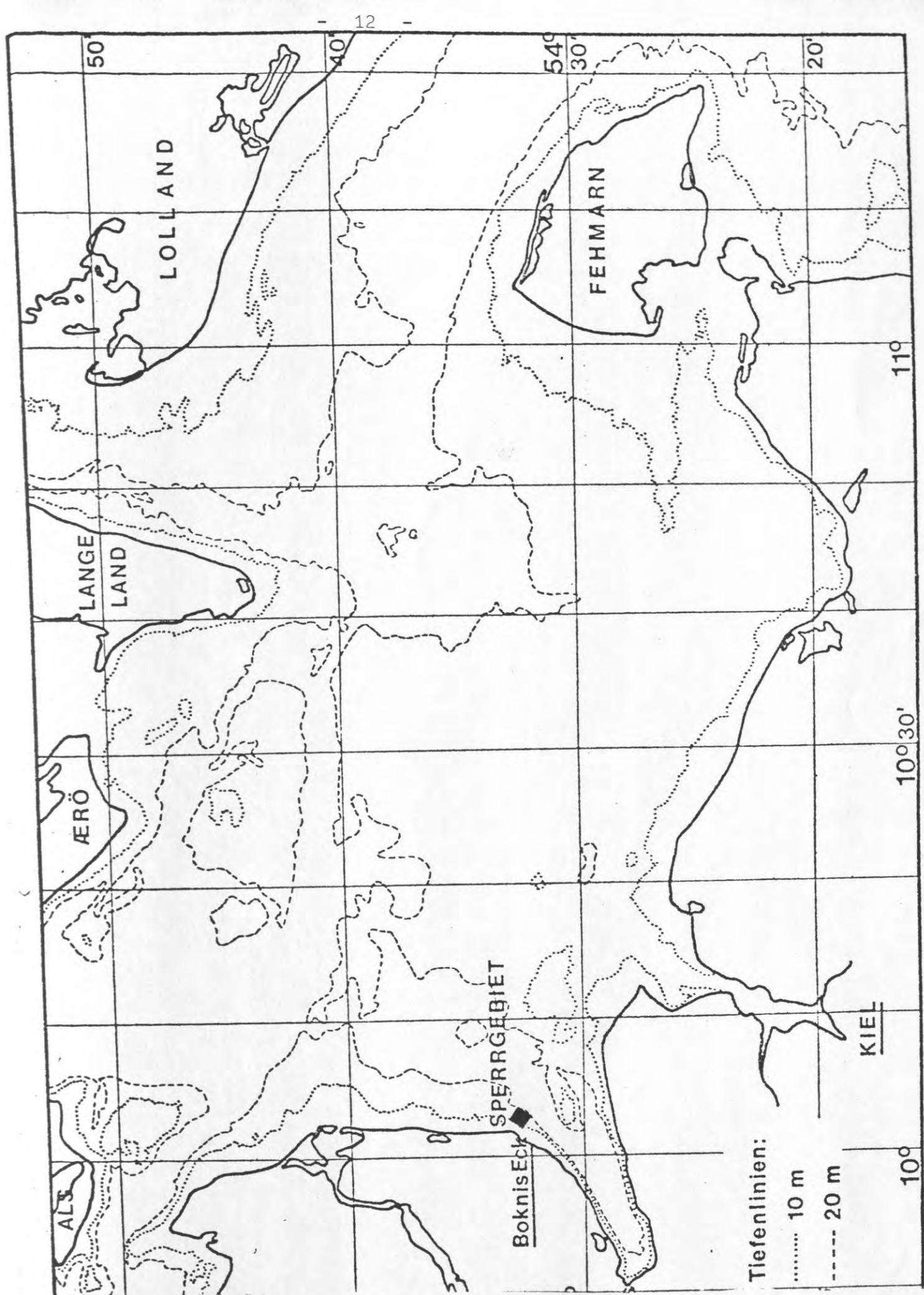


Abb. 8: Untersuchungsgebiet

FORSCHUNGSPERRGEBIET „HAUSGARTEN“

- 13 -

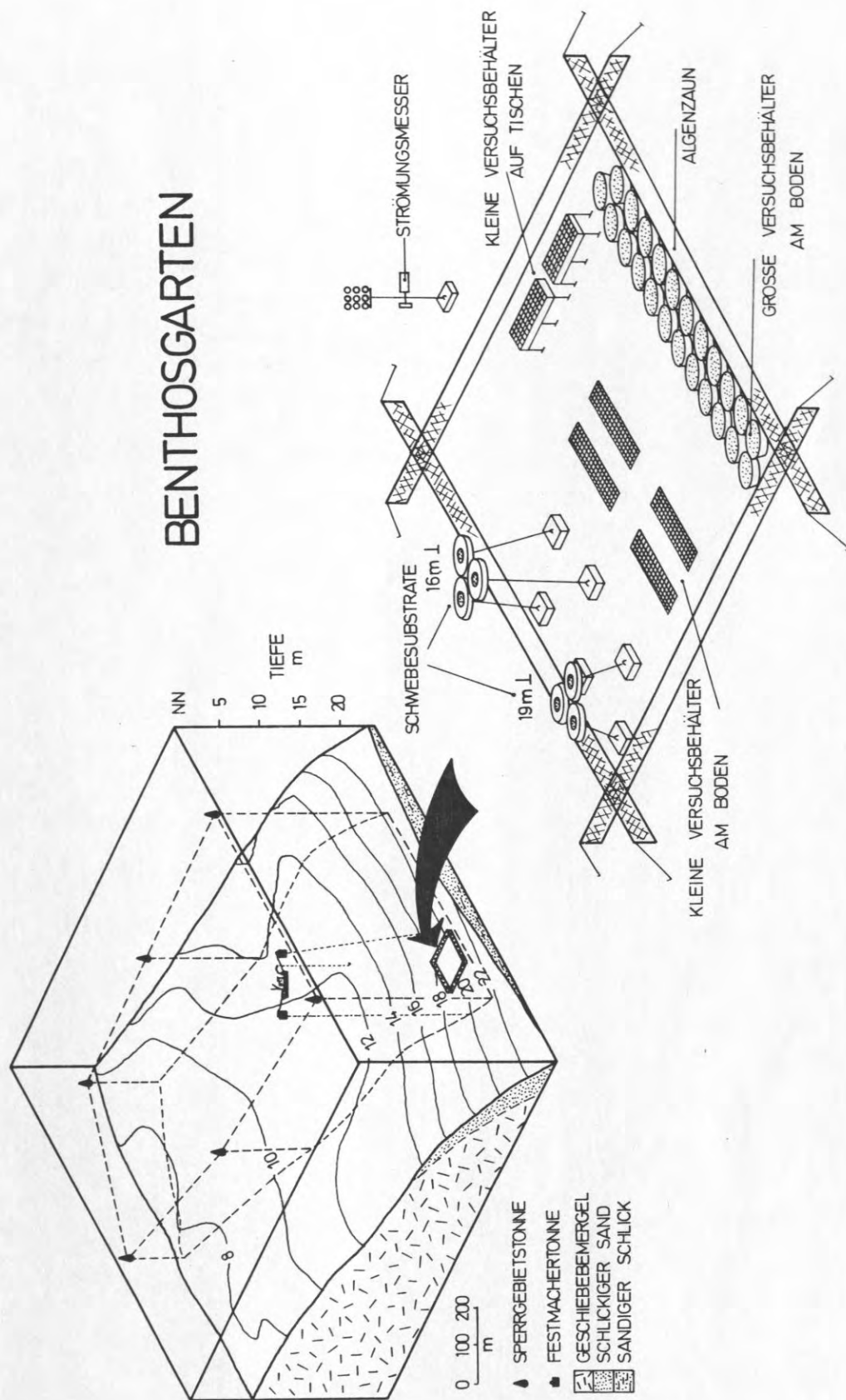


Abb. 9: Forschungssperrgebiet "Hausgarten" des SBF 95 und Lage des "Benthosgartens"

2.1.1 Versuchssubstrat

Gefüllt waren alle Behälter mit dem gleichen Feinsand. Um wirklich mit der Umgebung vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, waren wir bemüht, die Korngrößenverteilung des umgebenden Sediments zu simulieren (Abb. 14 a,b). Dazu wurde ausgewaschener Feinsand aus einer Kiesgrube mit einem Median von 125 μ mit 18 Gew% Ton (Bentonit) vermischt. Die benötigten 20 t Gemisch wurden in einem Zwangsmischer hergestellt, in saubere Müllcontainer gefüllt und so zur Institutspier gefahren, wo sie in die verschiedenen Versuchsbehälter umgeschaufelt wurden.

2.2 Versuchsaufbau "Benthosgarten"

Äußerlich geprägt ist der Versuchsaufbau - neben den biologischen Versuchseinrichtungen - durch einen Algenfangzaun, der das Experimentierfeld, von dem im Folgenden als "Benthosgarten" die Rede sein wird, umgibt (Abb. 9). Die Ausmaße dieses Zaunes betrugen 30 x 30 m bei einer Höhe von 1 m mit 8 abgewinkelten Flügeln, die jeweils 5 m maßen. In ihm sollten sich treibende Großalgen fangen. Er wurde von Botanikern regelmäßig abgesammelt und gab Aufschluß über quantitative Aspekte der erranten Komponente des Phytobenthos (SCHOMANN, 1978). Neben seiner Sammel- und Schutzfunktion war er aber auch eine unverzichtbare Orientierungshilfe für die Taucher. Für die Orientierung über Wasser dienten Blubs, die an allen vier Ecken des Algenzaunes angebracht waren. Darüber hinaus wurden drei Festmachertonnen ganzjährig ausgelegt, die dem Schiff zur Orientierung und Verankerung dienten, um die schweren Sedimentbehälter sicher vom stehenden Schiff aus manipulieren zu können. (Bei drehender Schraube darf nicht getaucht werden!) Diese Festmachertonnen dienten aber gleichzeitig als Schutz vor dennoch durchfahrenden fremden Schiffen. In den vorangegangenen Jahren hatten wir sehr schlechte Erfahrungen mit der Ortsmarkierung der Versuche gemacht. Immer wieder wurden Oberflächenmarkierungen von Unbekannten abgeschnitten, abgefahren oder fielen ungünstigen Wetterbedingungen zum Opfer. Die Folge davon war jeweils eine aufwendige Suchaktion, bei der meist die zur Verfügung stehende Tauchzeit gebraucht wurde, so daß die eigentlichen Aufgaben wie

Probennahme o.ä. nicht oder nur unvollkommen erfüllt werden konnten.

2.3 Forschungsschwergebiet "Hausgarten"

Unabdingbare Voraussetzung für langfristige Experimente in-situ ist ein Seegebiet, in dem sowohl die Versuchseinrichtungen am Meeresboden als auch die Oberflächenmarkierungen (Blubs, Bojen usw.) vor Fischereifahrzeugen und sonstigen durchfahrenden Fahrzeugen geschützt sind. Darüber hinaus muß ein sicheres Arbeiten der Taucher gewährleistet sein.

Diese Voraussetzung war erfüllt durch das Anfang der 70er Jahre eingerichtete Forschungssperregebiet "Hausgarten" des SFB 95, das einen Hang von 8 - 22 m Wassertiefe am Ausgang der Eckernförder Bucht einnimmt und mit einigen Einschränkungen einen repräsentativen Ausschnitt der Westlichen Ostsee darstellt (HEMPEL, 1974, WEFER et al., 1975; Abb. 8 und 9).

2.4 Forschungskutter "Littorina"

Eine weitere Grundvoraussetzung für ein solches Projekt ist ein speziell ausgerüstetes Schiff, das den Tauchern als Basis dienen kann und außerdem mit entsprechendem Hebezeug ausgestattet sein muß, um schwere Behälter (bis zu 2 t.) sicher zu bewegen. Der 1975 in Dienst gestellte Forschungskutter "Littorina" des SFB 95 erfüllt diese Anforderungen in hohem Maße. Das 30 m lange, 168 BRT große Schiff ist speziell für Taucherei ausgerüstet mit 12 kompletten Tauchausrüstungen, einer Einmann-Taucher-Druckkammer (für Hubschraubertransport im Notfall), einem Kompressor und einem Schlauchboot (1 t Tragfähigkeit) mit 20 PS Außenbordmotor. Der Bordkran ist ausgelegt für 4 t. Er war in der Lage, alle in Frage kommenden Lasten (große Wannen, Tische mit 100 Sedimentbehältern, Schwebesubstrate mit Grundgewichten) problemlos zu bewegen. (Siehe auch Tätigkeitsbericht SFB 95, 1976).

2.5 Wissenschaftliche Tauchgruppe

Benthosuntersuchungen und -experimente in-situ sind ohne ausgebildete Schwimmtaucher nicht durchzuführen. Die wissenschaftliche Tauchgruppe an der Universität Kiel erfüllt diese Voraussetzungen in besonderem Maße. Die Gruppe, die im wesentlichen vom SFB 95 getragen wird, besteht aus etwa 30 Studenten und jungen Wissenschaftlern der verschiedensten Fachrichtungen (Botanik, Zoologie, Fischereibiologie, Physik, Geologie und Medizin), von denen das ganze Jahr hindurch immer ein Stamm von 10 - 15 ausgebildeten Forschungstauchern zur Verfügung steht. Von 308 im Jahre 1976 geleisteten Tauchstunden wurden allein für das "Benthosgarten"-Projekt 50 Stunden getaucht.

2.6 Probennahme

Die Probennahme im "Benthosgarten"-Experiment erfolgte mit Stechrohren verschiedener Größe und später durch Wegnahme einzelner Behälter durch Taucher (Abb. 10 a - c).

2.6.1 Meiofauna und juvenile Makrofauna

Die Durchmesser der Stechrohre variierten von 2,5 cm für Meiofauna, 5 cm für die temporäre Meiofauna und juvenile Makrofauna und 10 cm (80 cm^2) für alle Proben ab Sommer 1976. Die Stechrohren wurden vor der Probennahme in seewassergefüllte 1 l - Kautexflaschen deponiert. Das Seewasser war zuvor über ein 63μ Sieb filtriert, um planktische Formen auszuschließen. Die Meiofauna wurde mit 4 %igem Formul fixiert und im Labor über 40μ geschlämmt. Sie wurde von W. SCHEIBEL weiterbearbeitet und soll hier nicht weiter erörtert werden (s.a. SCHEIBEL & RUMOHR, 1979).

Die $20 - 80 \text{ cm}^2$ Proben wurden mit Bengalspiritus konserviert und gefärbt und im Labor über 63μ und 125μ geschlämmt. Da sich in der 63μ Fraktion keine Larven anfinden, wurde nur noch auf 125μ gesiebt. Nach der Bearbeitung wurden die Mollusken in 70 %igen Alkohol überführt, während Polychaeten

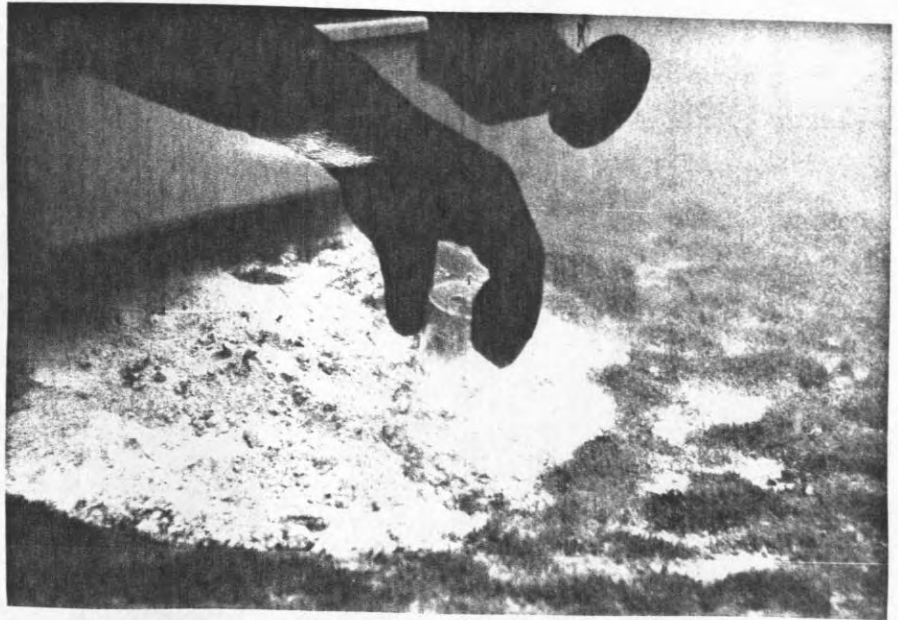


Abb. 10 a - c: Probennahme durch Taucher mit 20 cm²-Stechrohren

und Sonstige in 10 %igem Formol aufbewahrt wurden.

Gegen Ende des ersten Jahres wurden Extraproben auch über 0,5 mm und 1 mm gesiebt, um den Anschluß an die geplanten Makrofaunauntersuchungen in Langzeitexperimenten zu gewährleisten.

Um einen Vergleich mit der Umgebung durchführen zu können, wurden Referenzproben nach den gleichen Verfahren aus der näheren Umgebung genommen und aufgearbeitet.

2.6.2 Makrofauna

Die Makrofaunaproben wurden erst nach einem Jahr Expositionsdauer zweimonatlich genommen. Hierzu wurde jeweils eine große Sedimentwanne von Tauchern mit einer Plastikwanne abgedeckt, an das Hievgeschirr angeschlagen und vorsichtig an Bord gehievt. In den meisten Fällen war eine Orientierung der Wannen möglich, so daß die Position der Wanne zur Hauptstromrichtung (s.a. Hydrographie) zu rekonstruieren war. Um einen groben Anhalt über die Verteilung der Organismen zu gewinnen, wurde dann der Inhalt der Wanne mittels Trennblechen in vier gleiche Teile unterteilt und diese Teile durch ein 1 mm-Sieb gewaschen. Bei den ersten Proben wurde auch noch die 3 cm mächtige Deckschicht, in der ein Großteil der Fauna vermutet wurde, separat durchgesiebt. Zuvor wurde aber ein Profil mit 20 cm² Stechrohren quer über die ganze Oberfläche gelegt, um die räumliche Feinverteilung der juvenilen Makrofauna zu erfassen. Diese wurden nach den oben beschriebenen Methoden weiter verarbeitet.

Als Referenzproben für die Makrofauna wurde eine Dauerstation (20 m Tiefe) in der Nähe alle zwei Monate besammelt. Die Bodengreiferproben (3 x 3 Greifer) wurden ebenfalls über 1 mm geschlämmt und wie die anderen Makrofaunaproben mit 10 %igem Formol konserviert.

Tabelle 1: Maße - Flächen - Inhalte der verschiedenen Proben und Behälter

Behälter				
<u>Stechrohr</u>	<u>Durchmesser</u>	<u>Höhe</u>	<u>Fläche</u>	<u>Volumen</u>
SCHEIBEL corer (jeweils 2)	2,5 cm	5 cm	2x4,91 cm ²	~50 cm ³
RICHTER corer	5 cm	5 cm	19,63 cm ²	~100 cm ³
100 cm corer	10 cm	15,5 cm	78,54 cm ²	variabel
kl. Behälter	10,5 cm Seitenlänge	12,5 cm	110 cm ²	1,5 Liter
gr. Wanne	150 cm oben 45 cm unten	46 cm	1,50 m ² (s.2.1)	0,4 m ³
Schwebesub- stratwanne	71 cm	25 cm	0,4 m ²	0,1 m ²

2.6.3 Zusätzliche Probennahmen

Das meroplanktische Larvenangebot wurde durch Planktonfänge grob verfolgt. Hierzu wurden jeweils zwei Vertikalhols durch die gesamte Wassersäule mit einem 55 μ Netz gemacht. Die Netzöffnung war 15 cm, d.h. es wurden bei 20 - 21 m Wassertiefe annähernd 0,4 m³ Wasser gefiltert. Die Proben wurden mit 4 %igem Formol konserviert und unter dem Binokular nach Großgruppen ausgewertet.

2.6.4 Unterwasserphotographie

Eine wichtige Rolle bei derartigen Unterwasseruntersuchungen spielt die Photographie (Kleinbild). Sie soll die oftmals recht subjektiven Eindrücke der Taucher objektivieren und optische Eindrücke dokumentieren. Trotz z.T. sehr widriger Sichtverhältnisse waren wir bemüht, bei jedem Probentermin auch Photoaufnahmen zu gewinnen. Als Kamera dienten Nikonos II bzw. III mit elektronischem Blitz. Für schwarz-weiß-Aufnahmen ohne Blitz wurde bei sonnigem Wetter Kodak Recording Film (bis zu 39 DIN)



Abb. 11: Taucher beim Photographieren

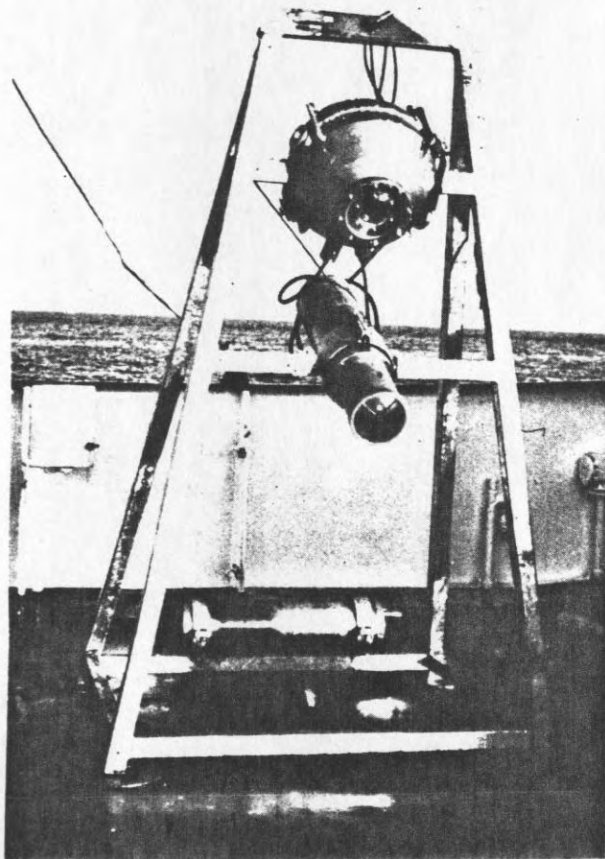


Abb. 12: Automatisches Kamerasystem
(RUMOHR, 1979)

verwendet. Ansonsten kamen Agfachrome Professional und Ektachrome Umkehrfilme zur Verwendung. Sehr nützlich für Vergleiche der jungen Fauna erwies sich der Nahaufnahmesatz zur Nikonos mit 16 x 24 cm Kantenlänge. Optimale Übersichtsaufnahmen, auch bei trübem Wasser liefert das aufwendige 15 mm Weitwinkelobjektiv, weil der Objektabstand so klein gehalten werden kann, daß die Trübung nahezu verschwindet. Nur braucht man hier eine breite Ausleuchtung des Bildes, was nur mit mehreren Sklavenblitzen erfolgreich gelöst werden kann. Bewährt hat sich hier das System von marin-solar, München.

Filmaufnahmen (16 mm) wurden nur zweimal während des gesamten Experimentes von Experten gemacht, weil der Aufwand für Dilettanten zu groß ist. Einige Sequenzen davon wurden vom NDR ausgestrahlt.

Direkte Tauchbeobachtungen sind immer auf den Bereich von Stunden begrenzt. Um nun ein durch Taucher ungestörtes Bild des Lebens über und auf den Versuchsbehältern zu gewinnen, wurde ein automatisches Kamerasystem eingesetzt, das in 5 bzw. 10-minütigem Abstand Farbbilder ein und derselben Wanne lieferte. Diese Einsätze liefen über 5 bzw. 10 Tage im Herbst 1976 (RUMOHR, 1979; Abb. 12).

2.6.5 Hydrographische Registrierungen

Begleitet wurde die ganze Untersuchung von einer dichten Aufnahme der wichtigsten hydrographischen Parameter in Bodennähe. Dazu wurde ein Aanderaa-Strömungsmesser jeweils für 60 Tage in unmittelbarer Nähe des Benthosgartens verankert. Er registrierte Temperatur, Leitfähigkeit (aus der dann später die Salinität errechnet wurde), Stromgeschwindigkeit und -richtung mit einem Abfrageintervall von 10 Minuten. In Ergänzung hierzu wurde bei jeder Ausfahrt mit einer TS-Sonde (Fa. Electronic switchgear) ein TS-Profil gefahren, um die Schichtungsverhältnisse zu dokumentieren. Außerdem wurde in Bodennähe eine Wasserschöpferprobe zur O₂-Bestimmung nach WINKLER genommen. Diese Proben wurden in der Chemischen Abteilung des Instituts für Meereskunde weiterverarbeitet.

2.7 Aufarbeitung im Labor

Nach dem Schlämmen wurden die Proben unter dem Binokular aussortiert, in Mollusken, Polychaeten und Sonstige aufgeteilt und so auch zahlenmäßig erfaßt. Diese wegen der oft enormen Individuenzahl bei geringer Körpergröße äußerst langwierige und manchmal recht schwierige Aufgabe wurde zum größten Teil von einem Sortierer geleistet.

Die weitere Bearbeitung der Proben bestand im Auftrennen nach Arten bzw. in einigen Fällen nach Gattungen. Hierfür wurde ein Großfeld-Binokular der Fa. Leitz sowie eine Kaltlichtquelle (Fa. Schott) + Durchlicht verwendet.

Die Mollusken wurden im Bereich unter 1 mm auf 25 μ längster Breite vermessen, über 1 mm auf 0,1 mm genau. Bei Polychaeten wurde je nach Erhaltungszustand die Länge und eine durchschnittliche Breite auf 0,1 mm, bei einigen Arten charakteristische Maße bestimmt wie z.B. die Breite des "Oberkörpers" bei Disoma multisetosum, die Breite der "cephalic plate" bei Pektinaria koreni (auf 0,025 mm). Bei Crustaceen wurden Carapaxlänge (Diastylis) und Gesamtlänge (Sonstige) bestimmt. Bei Asterias rubens und Ophiura albida wurden die Armlängen von der gegenüberliegenden Seite der Zentralscheibe gemessen (0,1 mm).

Als zweckmäßiges Werkzeug erwiesen sich feine Insektennadeln in entsprechenden Haltern, angeschärfte Federstahlpinzetten sowie Mundpipetten verschiedenen Kalibers, wie sie in der medizinischen Blutuntersuchung verwendet werden. Darüber hinaus wurden zur Präparation von frisch metamorphisierten Mollusken ein Pinsel aus einigen Glasfibern, die in eine Pipette eingeschmolzen waren, sowie eine Nadel mit gekrümmter Spitze verwandt. Die Präparation der Schalen erfolgte in 5 %igem Natriumhypochlorid.

Wesentliche Arbeitserleichterung und Zeitersparnis brachte die Verwendung eines Diktiergerätes mit Fußschalter bei der Aufnahme von langen Meßreihen. So konnte man mit den Augen und Nadeln am Objekt bleiben und das zeitraubende Greifen zum Bleistift entfiel. Die so gerafft diktierten Meßdaten machten in Proben mit frisch gesiedelten Bivalviern immerhin 45 Min./

Probe aus.

2.7.1 Bestimmungsliteratur

Zur Bestimmung wurden neben der herkömmlichen Bestimmungsliteratur (ZIEGELMEIER, 1962, 1966; STRESEMANN, 1967; HARTMANN, 1971) auch Bestimmungstabellen verwendet, die aus Abbildungen aus Originalarbeiten (JÖRGENSEN, 1946; REES, 1950; HANNERZ, 1956; KORN, 1958; FOSSHAGEN, 1965; BLAKE, 1975) und unveröffentlichten Zeichnungen von OCKELMANN (Helsingør) zusammengestellt wurden. Von ihm stammen auch die Größenangaben für die Prodissoconcha I und II.

Sowohl in der Arbeit von JÖRGENSEN als auch der von REES sind jedoch eine große Anzahl von Fehlbestimmungen und -deutungen enthalten, die von OCKELMANN z.T. im Rahmen der nordischen Kurse berichtigt wurden. Die entsprechenden Korrekturlisten sind im Anhang aufgeführt.

Bei aller Literatur wäre mir aber eine Bestimmung des Materials nicht möglich gewesen ohne die fachkundige Anleitung durch K.W. OCKELMANN und anderer Mitglieder des Marinbiologischen Labors in Helsingør, wie ich sie in zwei Forschungsaufenthalten in diesem Labor (Juni 1977, Dezember 1977) erfahren habe.

2.8 Verlauf

Die Vorbereitungen zum Aufbau des Benthosgartens begannen bereits im Sommer 1975, da hierfür umfangreiche Taucharbeiten nötig waren. Im Juni/Juli 1975 wurde als erstes der Algenzaun (s. Abb. 9) ausgebracht. Dabei ergaben sich erhebliche Orientierungsprobleme bei Sichtweiten von 0,5 - 1 m unter Wasser und einer Zaunlänge von insgesamt 40 m pro Seite. Diese Arbeiten zogen sich bis in den September hin. Im November 1975 wurde damit begonnen, die benötigten 20 t Versuchssubstrat trocken zusammenzumischen und in die verschiedenen Versuchsgefäße zu füllen. Das Ausbringen der Versuchsgefäße war stark vom Wetter abhängig, weil sie von Tauchern

Tabelle 2: Ablauf des Benthosgartenexperiments (1. Jahr)
(Mit Auszügen aus Tagesprotokollen und Beobachtungen
der Taucher)

Juni-Sept. 75	Aufbau des Algenzaunes durch Taucher		
November 75	Herstellung des Versuchssubstrates (20 t) aus Feinsand und Ton (Benthonit)		
27.11.75	Ausbringen großer Behälter, Wind SSW 5 auf 20 m Tiefe		
28.11.75	Ausbringen großer Behälter, Wind SW 6 (abgebrochen)		
1.12.75	Ausbringen 10 großer Behälter und Tische, Wind SSW 6		
4.12.75	Ausbringen kleiner Behälter, Wind W 5-7		
10.12.75	Ausbringen kleiner Behälter und Schwebesubstrat, Wind NNW 3		
11.12.75	Ausbringen kleiner Behälter und Schwebesubstrat		
12.12.75	Ausbringen Strömungsmesser		
15.12.75	Abdecken der Versuchsbehälter, Beginn des Experiments		
22.12.75	erste Probennahme (Meiobenthos) Schwebesubstrate erodiert, alle Substrate mit Detritus bedeckt (braune Oberfläche)		
30.12.75	ein vollständiger Probensatz (siehe Probenplan) viel Detritus		
6.01.76	ein vollständiger Probensatz, Erosionsfahnen auf Schwebesubstraten,		
27.01.76	"	"	die sich auf dem Rand fortsetzen
16.02.76	"	"	keine Strömungsmarken mehr zu sehen
9.03.76	"	"	Sprungschicht 70 cm über dem Boden, Strömungsmesser ausgetauscht
2.04.76	"	"	noch kein sichtbarer Bewuchs viel Detritus auf W, Oberflächen glatt
15.04.76	"	"	Strömungsmesser ausgetauscht
7.05.76	"	"	kein Bewuchs zu sehen, viel Detritus, Probenlöcher von früheren Terminen noch gut zu sehen
11.05.76	Unterwasserphotographie		
11.06.76	ein vollständiger Probensatz, alle Behälter bewachsen, mit Nummernschildern versehen		

- 18.06.76 Strömungsmesser ausgewechselt, viel treibende Algen am Zaun gefangen
- 1.07.76 Service Tag (Photographie)
- 15.07.76 ein vollständiger Probensatz. Polydora-Rasen im Verfall begriffen, Lage der Wannen kartiert
- 5.08.76 abgerissenes Schwebesubstrat repariert, Zinkanoden angebracht
- 12.08.76 ein vollständiger Satz Proben, Polydora nur noch fleckenhaft, Fahnen von Ton (hellgelb) im Bereich der Siphonen
- 25.08.76 Strömungsmesser ausgewechselt, Oberfläche der Wannen fast wieder hell. Algenreste vor dem Zaun verpilzt und schwarz. Bojenleinen mit Mytilus bewachsen, 4 cm lange Gobiiden auf den Wannen
- 21.09.76 1 Satz Proben. Alle Bojenleinen abgesunken wegen Mytilus. Wannen mit dunkelbraunen Eucrone-Röhren Behälter auf Tischen noch bedeckt von Polydora während Behälter am Boden und große Wannen schon frei. Auf Schwebesubstraten Muschelsiphonen (Saxicava) zwischen Polydorabedeckung
- 22.10.76 Automatische Kamera installiert. 1 Satz Proben. Etwa 30 Gobiiden auf großer Wanne. Ein Myoxocephalus auf den Tischen, desgl. 1 Flunder.
- 26.10.76 Automatische Kamera mit Hebeballon geborgen, Wind E 5-6
- 29.10.76 Strömungsmesser ausgewechselt, Luft in Schwebesubstrat-Reifen nachgefüllt.
- 22.11.76 1 Satz Proben. 2. Einsatz der automatischen Kamera.
- 2.12.76 Automatische Kamera nach mehreren Versuchen mit Jolle vom treibenden Schiff geborgen.
- 6.12.76 UW-Photographie
- 15.12.76 1. Wanne gehoben. Vergleichs-1mm-Proben von anderen Substraten
- 28.12.76 Strömungsmesser gewechselt, sehr kalt, Eis an Deck
- 23.01.77 1 Satz Proben mit allen bisher verwendeten Probennehmern, starker Strom, einige Wannen stehen schief, Schwebesubstrate zugewachsen mit Saxicava

PROBENPLAN

DATUM	22.12.75	30.12.75	6.1.76	27.1.76	16.2.76	9.3.76	2.4.76	15.4.76	7.5.76	11.6.76	15.7.76	12.8.76	21.9.76	22.10.76	22.11.76	15.12.76	23.1.77	GRÖßE [cm ²]
OBJEKT																		
W 1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 80
W 2	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 80
W 3		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 80
W 4		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 80
W 5																		10 20 80
W 8																		10 20 80
W 9																		80
T RAND	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 100
T MITTE	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 100
B RAND	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 100
B MITTE	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 100
S 19	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 80
S 16	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20 80
UMGEBUNG	•	•		•	•			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	10 20
TS			•			•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
O ₂			•	•				•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
NETZPLANKTON (55µl)			•	•		•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	4 m ³

Abb. 13: Probenplan

in Position gebracht und abgeschlagen werden mußten. Das heißt, das Schiff mußte sicher vor den Tonnen liegen, was ab 5 Windstärken (Bft) in Frage gestellt war. Die Menge und das Gewicht der Versuchsbehälter machten mehrere Ausfahrten nötig. Alle Gefäße wurden verschlossen, d.h. mit Plastikplanen abgedeckt oder mit zugehörigen Deckeln versehen ausgebracht, um eine Kontamination zu verhindern. Dabei konnte und sollte jedoch nicht verhindert werden, daß Wasser und damit auch Plankton aus Gründen des Druckausgleichs beim Absenken in das Sediment eindrang.

Die Versuchsbehälter wurden von Ende November bis Mitte Dezember in Position gebracht. Am 15. 12. 1975 konnten dann alle Abdeckungen entfernt werden und so die Substratoberflächen zur Besiedlung freigegeben werden. Die erste Probennahme für Meiobenthos erfolgte am 22. 12. 1975. Die weiteren Probenstermine sind im tabellarischen Ablauf (Tabelle 2) und dem Probenplan (Abb. 13) aufgeführt.

2.9 Diskussion

Bei jedem Experiment, sei es in situ oder im Labor, erhebt sich die Frage, ob nicht schon durch die Versuchsanordnung Artefakte produziert werden. Dies ist im Prinzip zu bejahen. D.h., es gilt systematische Fehler, die durch die Versuchsanordnung zustande kommen, auszuschalten bzw. deutlich zu machen. Will man, wie in unserem Falle, die Besiedlung von Weichboden in Versuchsbehältern studieren, so muß man in Kauf nehmen, daß die überstehenden Ränder der Behälter bzw. deren Außenseiten sekundäre Hartböden darstellen und von entsprechenden "weichbodenfremden" Organismen besiedelt werden können. Diesem Umstand sind wir dadurch begegnet, daß wir bemüht waren, alle Behälter bis zum Rand zu füllen und die Fläche der Außenseiten durch die Wahl der Behälterform auf ein Mindestmaß zu reduzieren. Die (quadratischen) kleinen Behälter ließen sich so kompakt aufstellen, daß die gemeinsame Außenseite im Verhältnis zur Oberfläche relativ klein war.

Um einen möglichen "Randeffekt", d.h. Inhomogenitäten in der Besiedlung in Randnähe auszugleichen, wurde von allen Substraten bei jedem Probenstermin eine randnahe und eine randferne

Parallelprobe gezogen, wenn nicht der ganze Behälter geborgen wurde. Auf die Möglichkeit eines "random sampling" innerhalb der kleinen Behälter, d.h. einer zufallsmäßigen Auswahl der zu besammelnden Behälter wurde bewußt verzichtet, weil durch aufgewirbelte Trübstoffe und Organismen bei der Probennahme die angrenzenden Behälter so gestört worden wären, daß der Fehler hieraus weitaus größer geworden wäre, als daß ein Vorteil durch die unvoreingenommene Probennahme ihn hätte aufwiegen können. Zum Problem der Probengrößen wird weiter unten Stellung genommen (siehe Artenzahl 3.3.3). Hier sei aber schon vorweggenommen, daß die gewählten Probenproben ausreichend waren, um den größten Teil des Artenspektrums zu jedem Zeitpunkt des Experiments zu erfassen.

Von besonderer Bedeutung bei Versuchen in Salzwasser ist die Materialfrage. Frühere Versuche mit relativ aufwendigen Kästen und Käfigen aus seewasserbeständigem Stahl (V 2 A) endeten mit der Überraschung, daß dieses Material direkt an der Grenzfläche vom Meer zum Meeresboden "verrottete", so daß die spätere Bergung z.T. unmöglich war und zum anderen mit sehr großer Verletzungsgefahr für die beteiligten Taucher verbunden war. Dieser Vorgang beruhte nicht etwa auf dem Zusammenkommen von verschiedenen Metallen, sondern muß auf metallurgische Inhomogenitäten im Stahl zurückgehen. Diese Korrosionserscheinungen waren bereits nach einem halben Jahr Exposition zu beobachten. Ein weiterer Nachteil war der hohe Preis der Kästen (etwa 1.000,-- DM/Stück).

Eine Beobachtung aus dem Aquarium des Instituts brachte die neue Lösung: hier ist seit dem Bestehen (1972) eine Spundwand aus Eternit aufgebaut, die seitdem keinerlei Veränderungen im Salzwasser zeigte und außerdem "normal" mit Epifauna besiedelt wurde.

Die jetzt verwendeten Blumenwannen (W) aus Eternit kosten 125,-- DM/Stück, haben aber den Nachteil der leichten Zerbrechlichkeit bei unsachgemäßer Handhabung.

Die kleinen Probenbehälter am Boden (B) und auf den Tischen (T) mußten aus einem Material sein, das eine möglichst geringe

Beeinflussung der siedelnden Fauna sicherstellte, da pro Flächeneinheit wesentlich mehr Rand überstand. Hier wurden Polyäthylen-dosen von 1,5 l Inhalt gewählt (Gefrierdosen), da dieses wachs-ähnliche Material - das auch für den Lebensmittelgebrauch zugelassen ist - keine chemische Substanz freisetzt. Außerdem wurde von der Herstellerfirma bestätigt, daß auch beim Tiefziehprozeß keine fremden Chemikalien verwendet werden. Der Verschluß gewährleistet sowohl beim Absetzen wie auch beim Probennehmen für den Taucher einfachste Handhabbarkeit und somit Zeitersparnis.

Die Profile der Traktorreifen der Schwebesubstrate waren grob abgehobelt, um ein günstiges Strömungsprofil zu erreichen. Um nun den möglicherweise austretenden Schwefel aus dem vulkanisierten Gummi zu unterbinden, wurden alle Reifen doppelt mit Polyäthylenfolie abgewickelt und verklebt (s. a. RICHTER & SARNTHEIN, 1974).

Die Rahmen der Schwebesubstrate waren aus Eisen, wie auch die Tische am Boden. Beide waren mit normaler Teerschuttfarbe angestrichen, was sich bis auf einen - alten - Rahmen sehr bewährte. In diesem Falle mußten Zinkopferanoden angebracht werden, um das Verrosten abzubremsen. Dabei hat sich wieder gezeigt, daß es nicht gut ist, wenn man schon einmal in Seewasser verwendete Teile wiederverwendet. Die Schwierigkeiten bei der abschließenden Bergung geraten dann meist zu fast unlösbaren Problemen.

Bei der Wahl des organismenfreien Versuchssubstrates stand die Frage nach der Korngrößenverteilung im Vordergrund. Auf Sediment aus der natürlichen Umgebung wurde diesmal verzichtet, weil der organische Gehalt des Sediments durch die abgestorbene Fauna zu unüberschaubaren Effekten auf die Wiederbesiedlung geführt hätte (siehe auch BRUNSWIG et al., 1976). Die Verfügbarkeit schränkte die Auswahlmöglichkeiten ein. Da aber sowohl der Sand in Kiesgruben wie der in der Kieler Bucht letztlich glazialen Ursprungs ist, schien unsere Wahl gerechtfertigt, zumal die Korngrößenverteilung relativ gut übereinstimmte (CRIPP, 1962; WEFER et al., 1974), (Abb. 14 a und b).

Bei der notwendigen Substitution des Feinanteils waren wir auf Bethonit festgelegt, der als einziges Tonmineral in den benötigten Mengen zu beschaffen war. Zudem war er schon in früheren Versuchen mit Erfolg eingesetzt worden (SARNTHEIN & RICHTER, 1979).

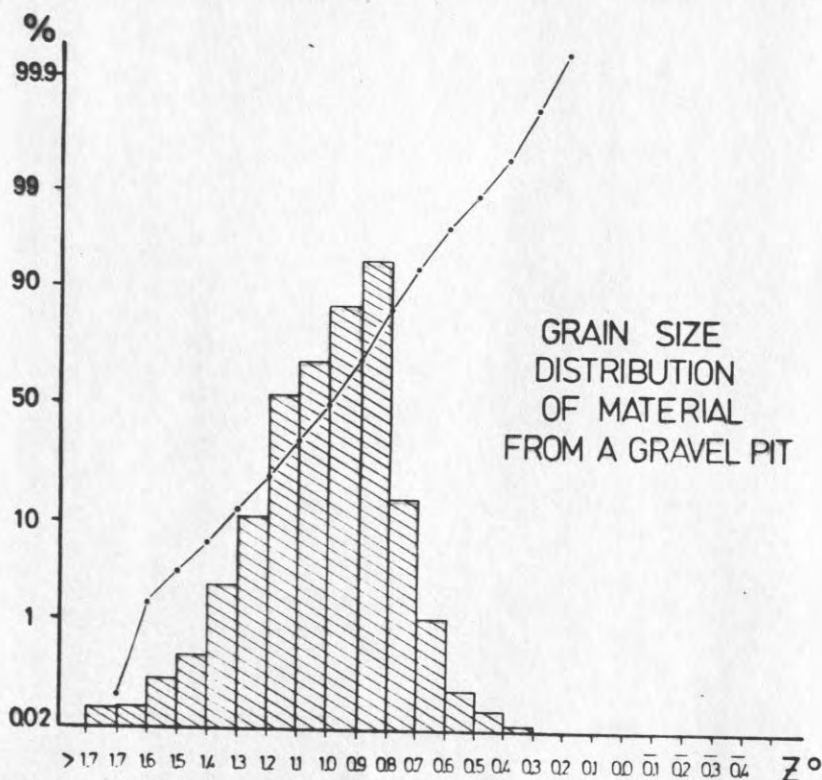
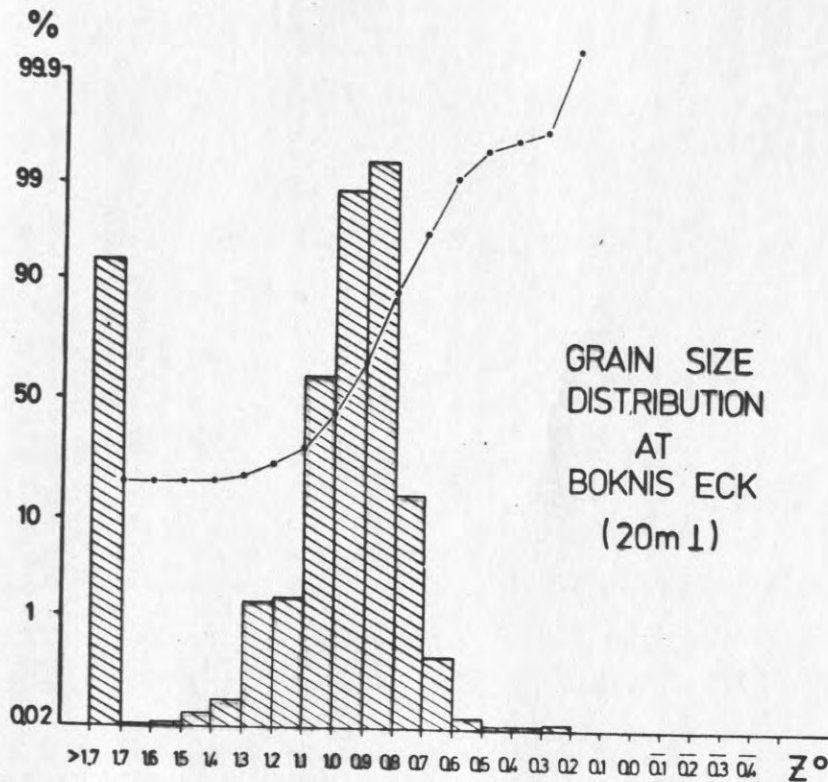


Abb. 14 a,b: a) Korngrößenverteilung des Sediments bei Boknis Eck, 20 m.

b) Korngrößenverteilung des verwendeten Feinsandes aus einer Kiesgrube.

3. Ergebnisse

Dieses Kapitel ist gegliedert in die Beschreibung der hydrographischen Bedingungen und des meroplanktischen Larvenangebotes während des Experiments; d.h., es werden die Voraussetzungen im Pelagial für eine Gemeinschaftsentwicklung am Boden geschildert. Der Darstellung der Gemeinschaftsentwicklung folgt dann die autökologische Betrachtung der einzelnen Arten und eine Diskussion der Ergebnisse.

3.1 Hydrographie

In einem physikalisch kontrollierten Meeresgebiet wie der westlichen Ostsee (ARNTZ et al., 1976) wäre eine langfristige biologische Untersuchung wie das Benthosgartenexperiment nur von sehr beschränkter Aussagekraft, wenn nicht gleichzeitig die abiotischen Parameter Temperatur, Salinität, Sauerstoffgehalt, Stromstärke und -richtung erfaßt worden wären. Für den Untersuchungsort liegt hiermit zum ersten Mal ein langfristiger, mehr oder minder kontinuierlich gemessener Datensatz der wichtigsten hydrographischen Parameter in Bodennähe vor.

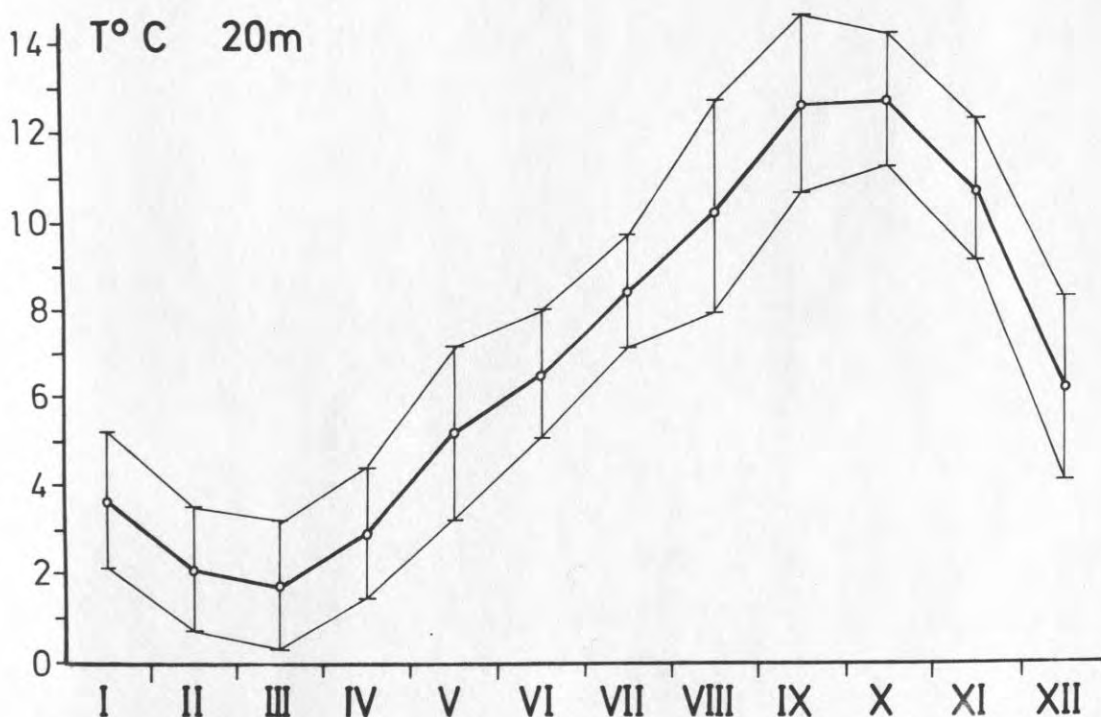


Abb. 15 : Mittelwert (\bar{x} , s) der Temperatur in 20 m Tiefe (27 m Wassertiefe) aus monatlichen Messungen bei Boknis Eck (1957 - 1975) nach Daten von KREY et al. (1978)

Die Temperatur (Abb. 20 a-f) fällt im Winter bis Februar/März auf etwa 1°C ab, um dann allmählich wieder anzusteigen und im September das Maximum von $14 - 16^{\circ}\text{C}$ zu erreichen. Der anschließende Abfall, verbunden mit einer totalen Durchmischung der Wassersäule, erfolgt sehr rasch und der Vorgang wiederholt sich im gleichen Schema. Um dieses Schema zu verdeutlichen, wurden die von KREY et al. (1978) einmal im Monat gemessenen Werte der Temperatur aus den Jahren 1957 - 1975 für diese Tiefenstufe (20 m) gemittelt und mit ihrer Standardabweichung dargestellt. Diese Werte entsprechen mit einigen Einschränkungen den Verhältnissen am Boden, d.h. am Hang der Rinne, über deren tiefstem Punkt (27 m) sie gemessen wurden (Abb. 15).

Der Salzgehalt (Abb. 20a-f) war zeitweise dramatischen Änderungen unterworfen, was insbesondere in den Kurven für Dezember 1975 und November 1976 deutlich wird. Diese abrupten Änderungen von bis zu 10‰ innerhalb weniger Tage dürfte auch für die am Boden feststehende Fauna nicht ohne Wirkung geblieben sein. Auch beim Salzgehalt kommt ein Jahresgang zum Ausdruck, der - wenn auch weniger deutlich, weil kräftigen Veränderungen unterworfen - in langjährigen Mittelwerten nach Daten von KREY et al. (1978) um ein Mittel von 20.3‰ oszilliert (Abb. 16).

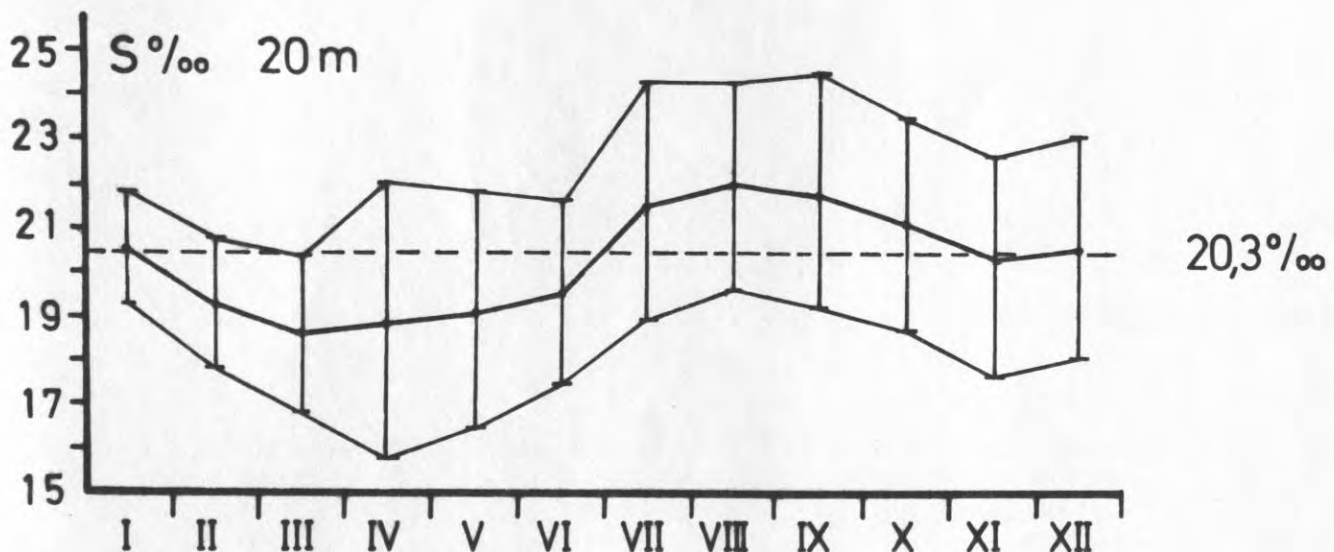


Abb. 16: Mittelwert (\bar{x} , s) des Salzgehaltes in 20 m Tiefe (Wassertiefe 27 m) aus monatlichen Messungen bei Boknis Eck (1957 - 1975) nach Daten von KREY et al. (1978)

Die Stromgeschwindigkeit (Abb.20a-f) war - von Stromspitzen abgesehen - relativ gleichförmig mit etwa 10 cm/sec im Mittel. Die prozentuale Verteilung der Stromgeschwindigkeiten (Abb.22) in den einzelnen Meßphasen zeigt außerdem eine Zunahme der Häufigkeit von Stagnationsphasen zum Spätsommer hin, was von eminenter biologischer Bedeutung ist.

Zur Verdeutlichung seien für 1976 die Prozentsätze der Werte angegeben, bei denen der Strombetrag kleiner als 1 cm/sec war:

<u>Zeitraum</u>	<u>Wertezahl</u>	<u>1 cm/sec</u>	<u>%</u>
12.12.-15.02.	6239	894	14,3
16.02.-15.04.	8513	1512	17,8
16.04.-20.06.	9276	2656	28,6
21.06.-28.08.	3563	1315	36,9
29.08.-28.10.	9013	3991	44,3
29.10.-28.12.	7210	2200	30,5

Tab. 3: Anzahl der Werte mit 1 cm/sec

Abgesetzt davon treten insbesondere im Herbst und Winter Stromspitzen bis 50 cm/sec auf, deren Ursachen oftmals im Luftdruck- und damit Windgeschehen zu suchen sind, wie z.B. im Orkantief am 6.1.76, das unser Gebiet überquerte und zusammenfällt mit zwei kräftigen Stromspitzen mit jeweils gleicher Stromrichtung (Abb. 20a).

Die Stromrichtung (Abb.20a-f) wird durch die Bodentopographie bestimmt und teilt sich auf in zwei Hauptrichtungen (80° und 240°) (Abb.23) die im wesentlichen den Tiefenlinien folgen. Hier fällt auf, daß die Stromrichtung im Abstand von 1 - 2 Tagen regelmäßig hin und herschwankt, wenn nicht gerade ausgeprägte Einstrom- bzw. Ausstromlagen vorherrschen. Diese treten unregelmäßig zumeist im Winter und Frühjahr auf. Um den Wechsel von Einstrom und Ausstrom zu illustrieren, wurde der Strombetrag als Vektor-Zeitdiagramm ausgedruckt. Dabei wurde alles der Anschaulichkeit wegen um -60° gedreht. D.h., die Hauptstromrichtungen sind nahezu senkrecht gestellt (Abb.20a-f).

Die ergänzenden TS-Profile (Abb. 19) zeigen eine vollständige Durchmischung der Wassersäule bis März, nachfolgend eine Erwärmung des Oberflächenwassers und zugleich einen Abfall der Salinität. Der Beginn einer Schichtung ist im Juni festzustellen. Die thermische Sprungschicht bildet sich zunächst in 15 m Wassertiefe. Zum Hochsommer verlagert sie sich in höhere Niveaus, um dann zum September hin wieder abzusinken. Im weiteren Verlauf des Herbstes wird sie dann vollständig abgebaut. Die Darstellung am 22.11.1976 ist bestimmt durch einen Einfluß von wärmerem, salzreichem Tiefenwasser. Die haline Schichtung wird zum größten Teil von durchziehenden Fronten in der Kieler Bucht bestimmt (WATTENBERG, 1949).

Die gemessenen O_2 -Werte sind für sich genommen nur von beschränkter Aussagekraft. Sie wurden daher in langjährige Monatsmittelergebnisse eingebettet, denen wiederum die Daten von KREY et al. (1978) zugrunde liegen (Abb.17,18). Aus den Messungen sowie Beobachtungen der Fauna am Boden geht hervor, daß es im Herbst 1976 nicht zu längerfristigen O_2 -Mangelzuständen gekommen ist.

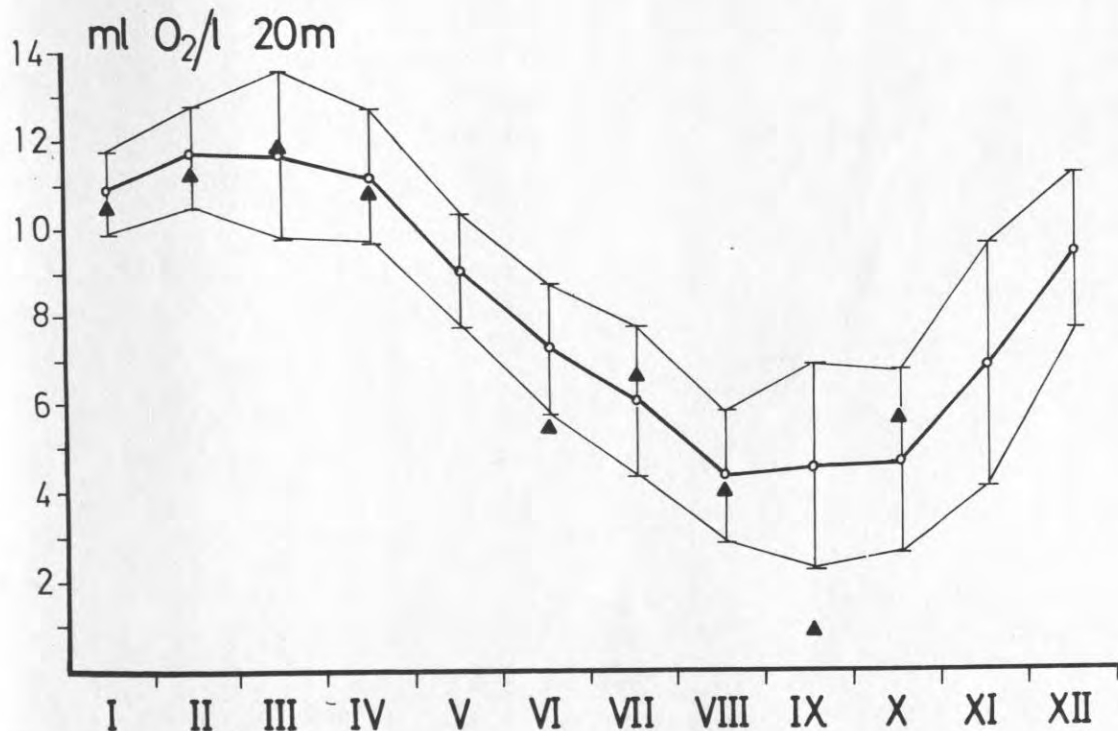


Abb. 17: Mittelwerte (\bar{x} , s) des Sauerstoffgehaltes in 20 m Tiefe (Wassertiefe 27 m) aus monatlichen Messungen bei Boknis Eck (1957 - 1975) nach Daten von KREY et al. (1978)

▲ Eigene Messungen (1976).

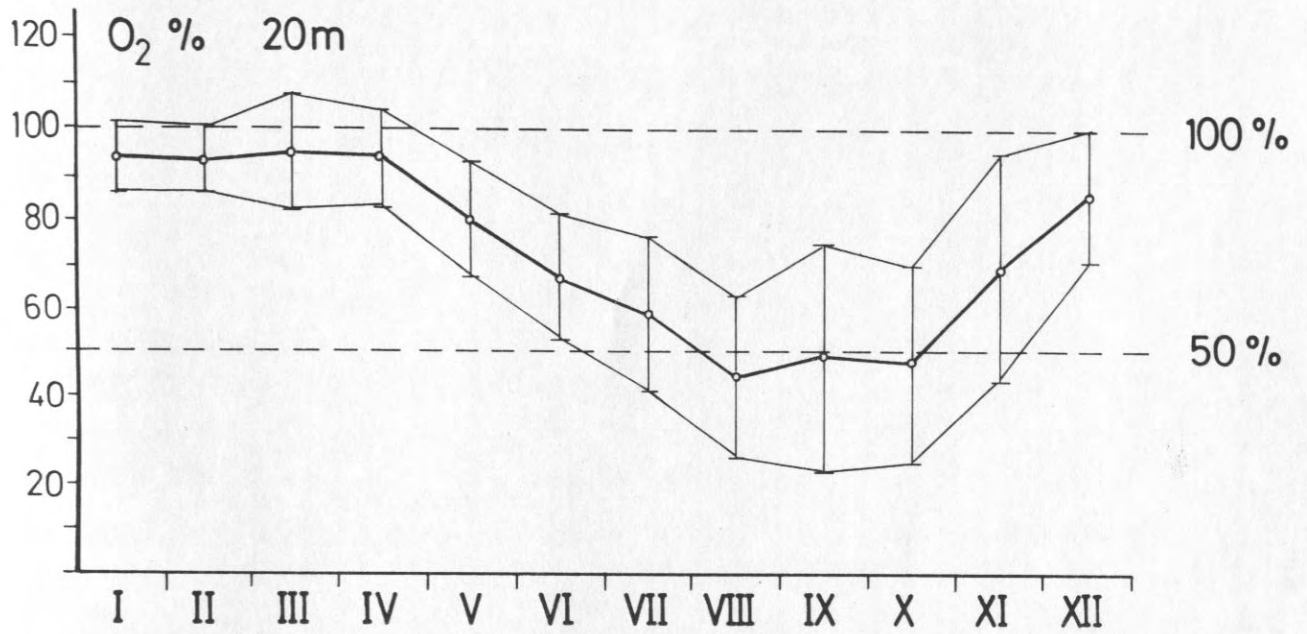


Abb. 18: Mittelwerte (\bar{x}, s) der O₂-Sättigung in 20 m Tiefe (Wassertiefe 27 m) aus monatlichen Messungen bei Boknis Eck (1957 - 1975) nach Daten von KREY et al. (1978)

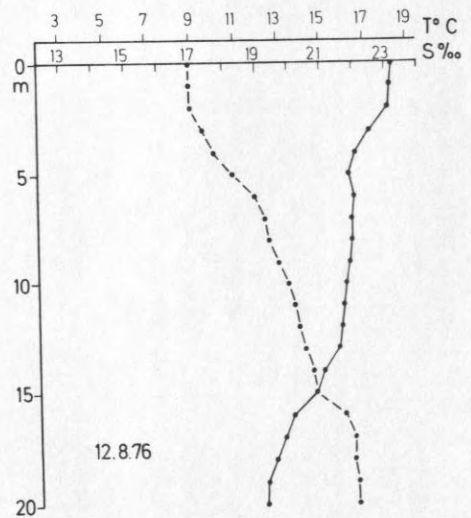
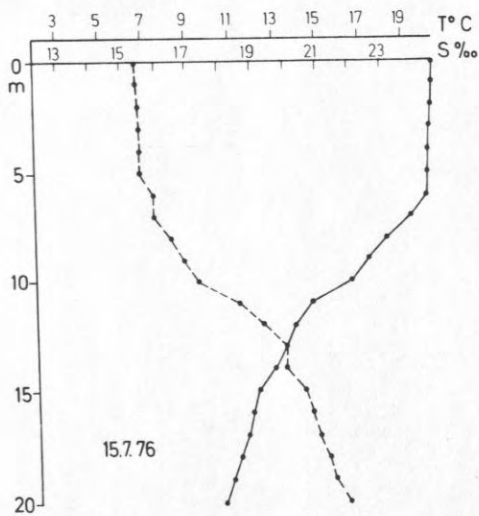
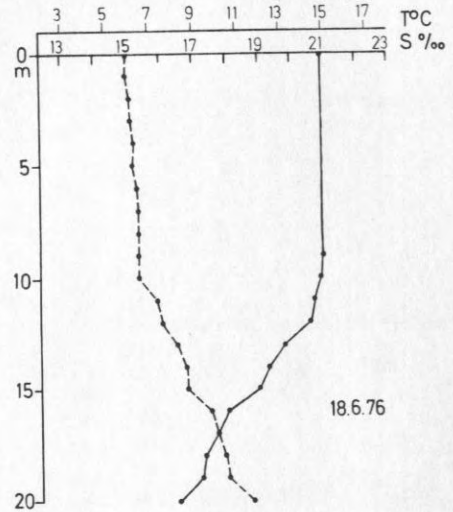
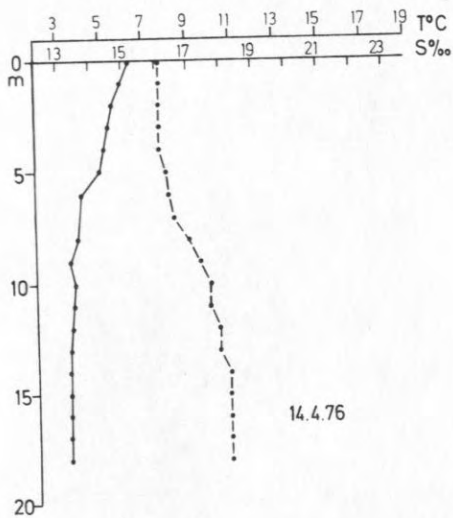
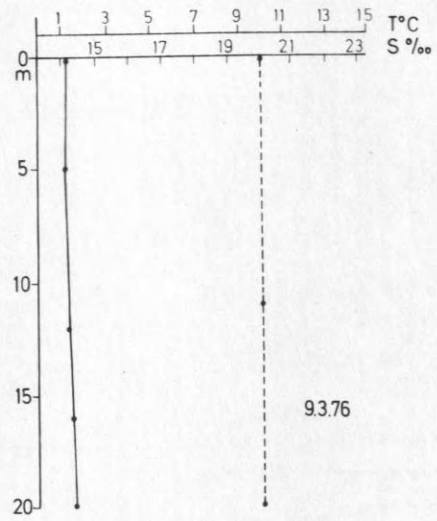
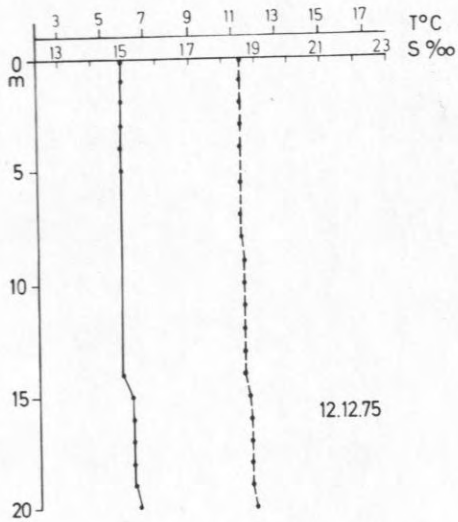


Abb. 19: Temperatur- (—●—) und Salzgehaltsprofile (- - -) bei Boknis Eck Dezember 1975 bis November 1976.

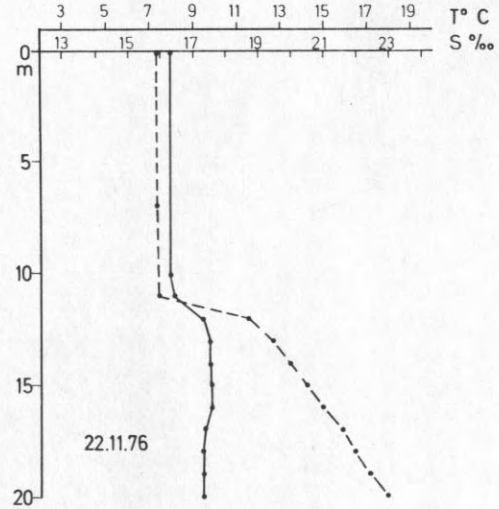
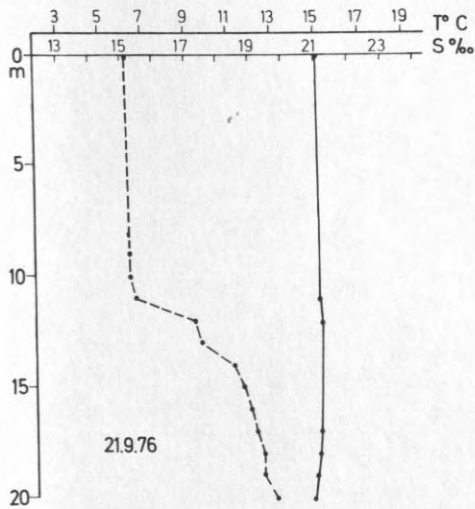
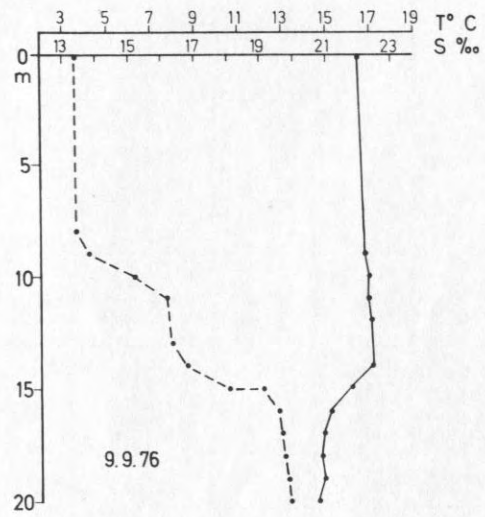
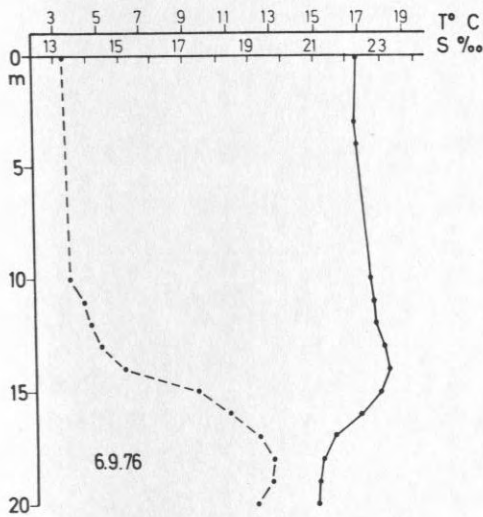
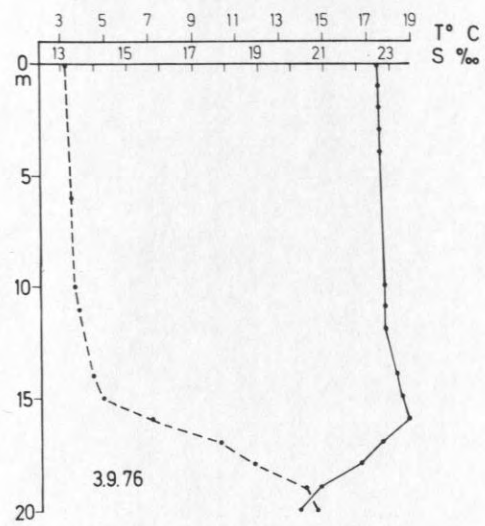
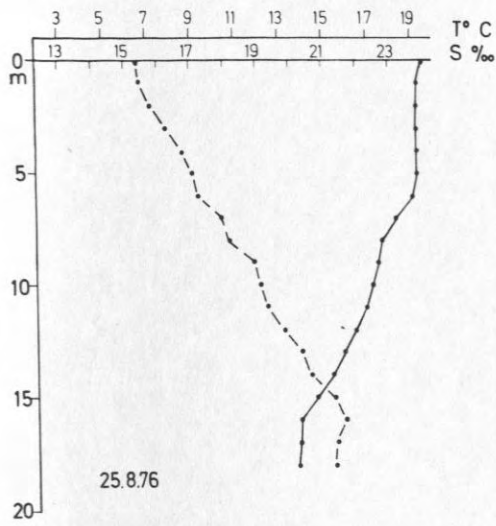


Abb. 20 a-f: Temperatur, Salzgehalt, Strombetrag und Stromrichtung
von Dez. 1975 bis Dez. 1976 in 20 m Tiefe (Boknis-Eck,
Kieler Bucht)

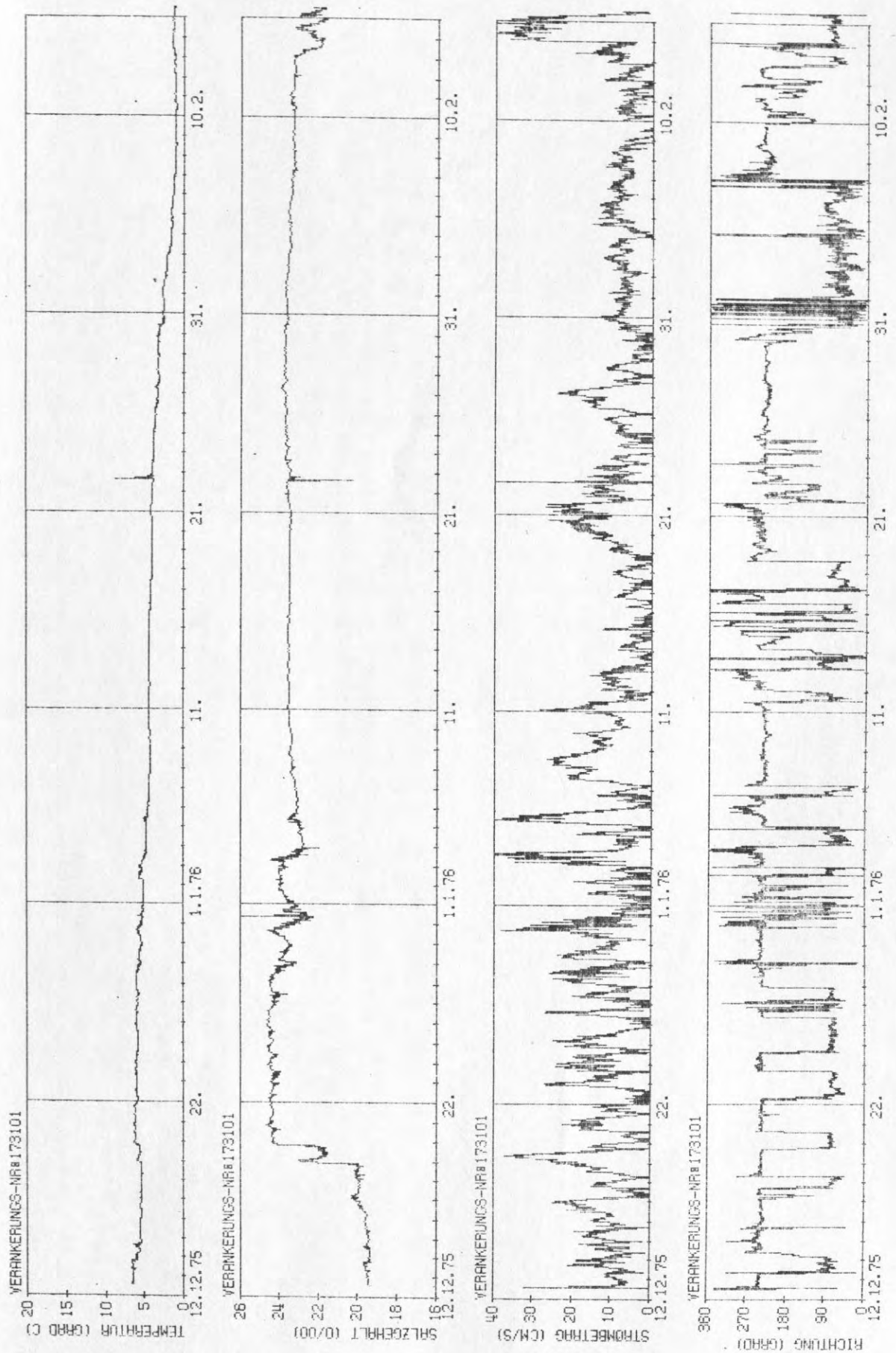


Abb.20 a

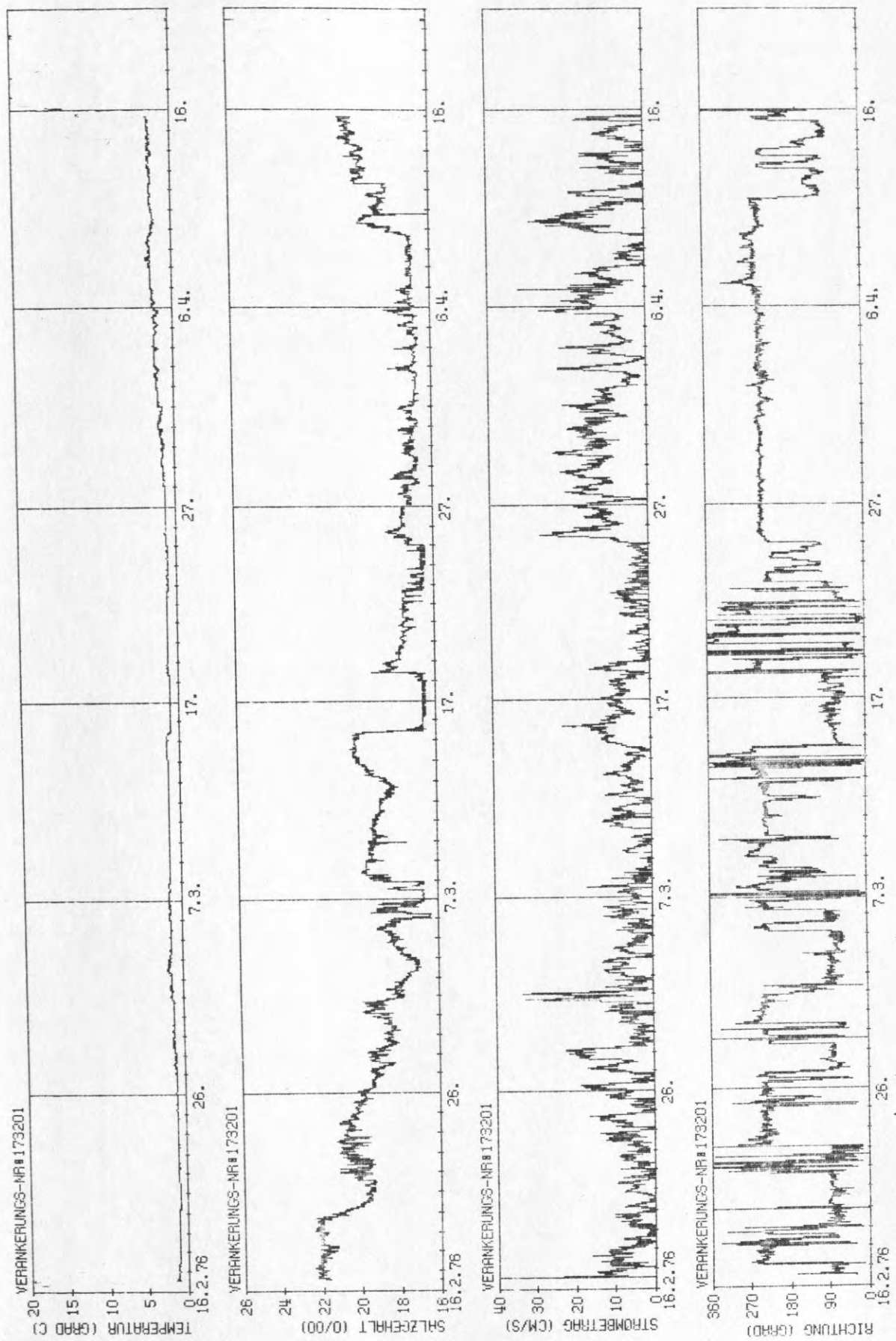
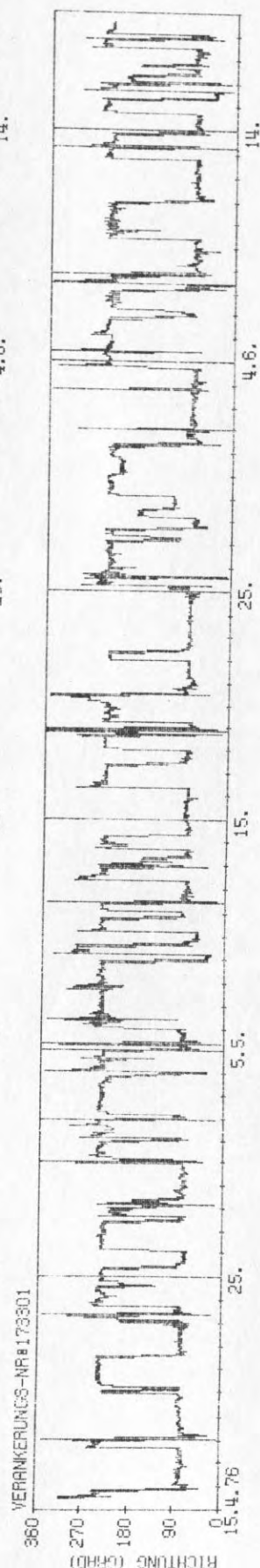
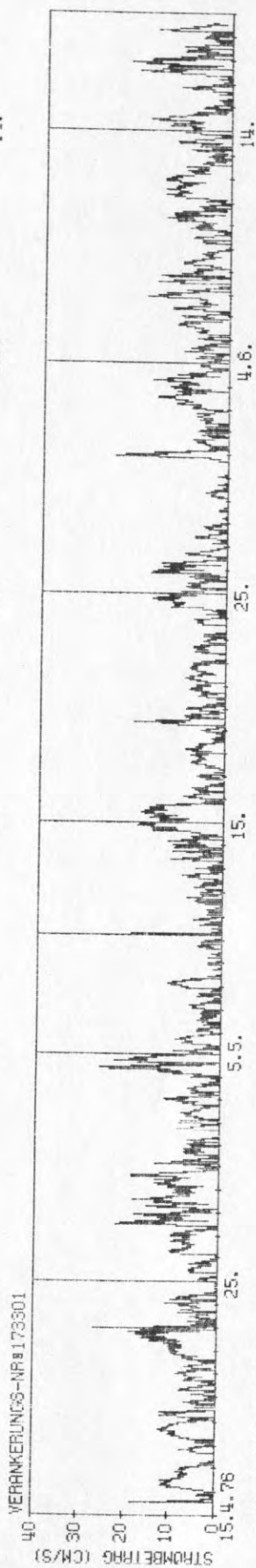
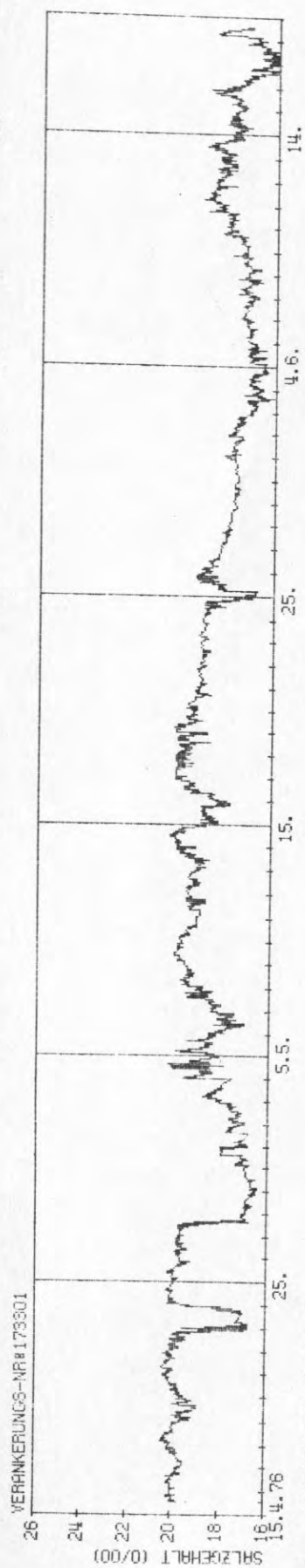
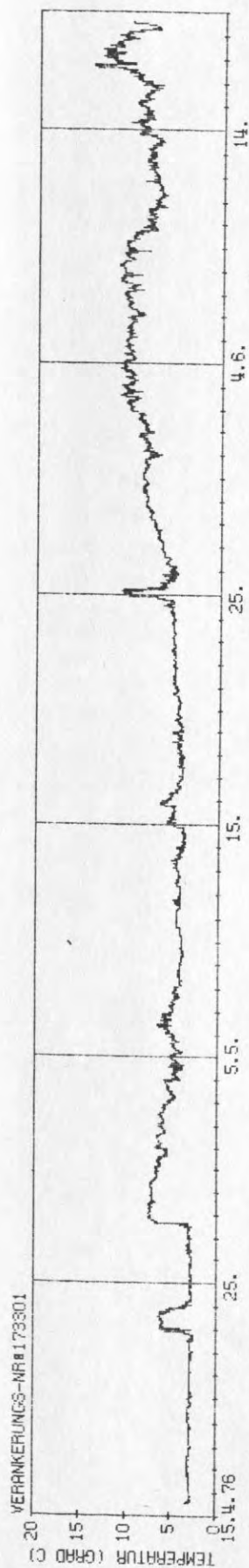


Abb. 20 b



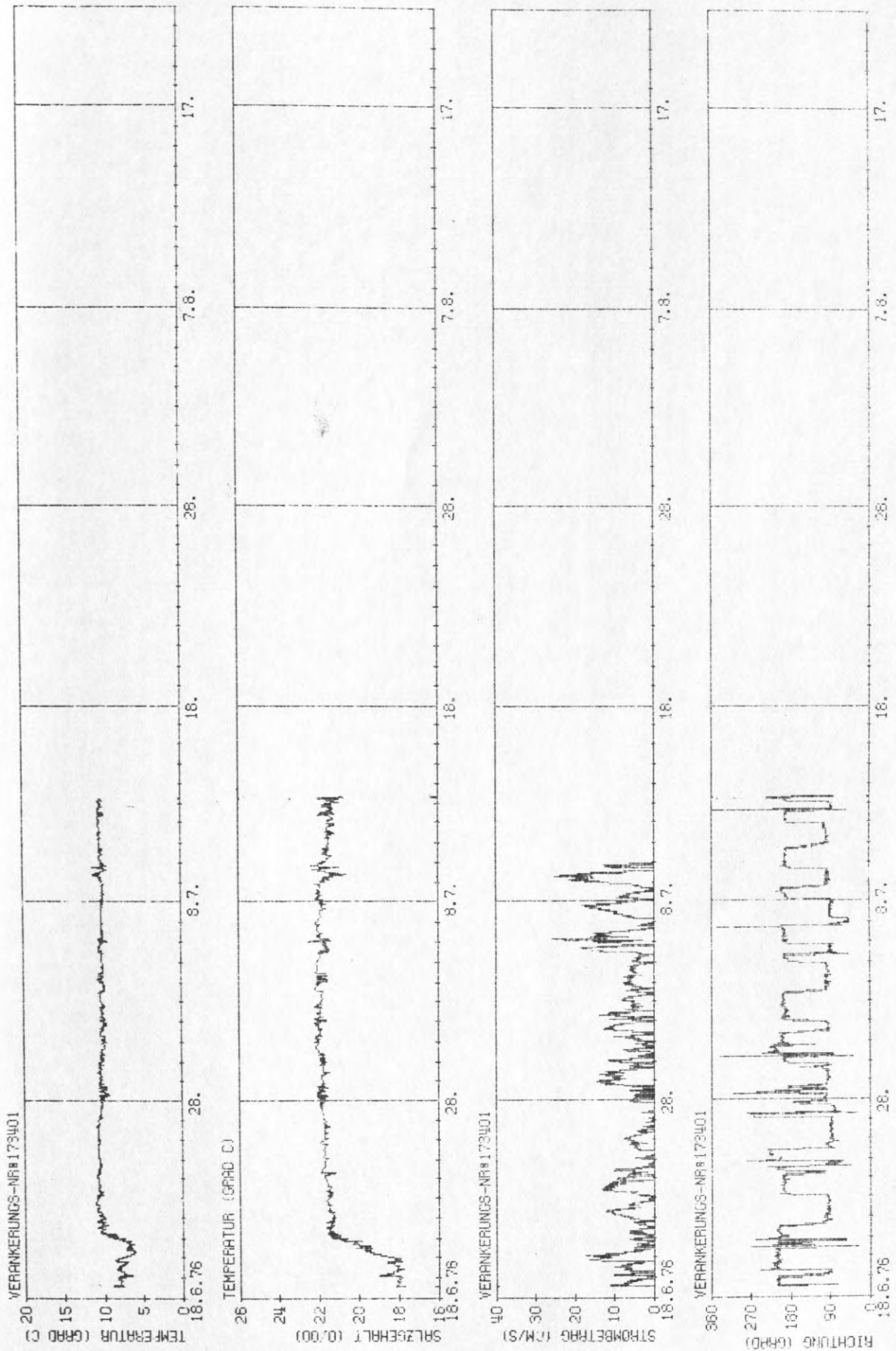


Abb. 20 d

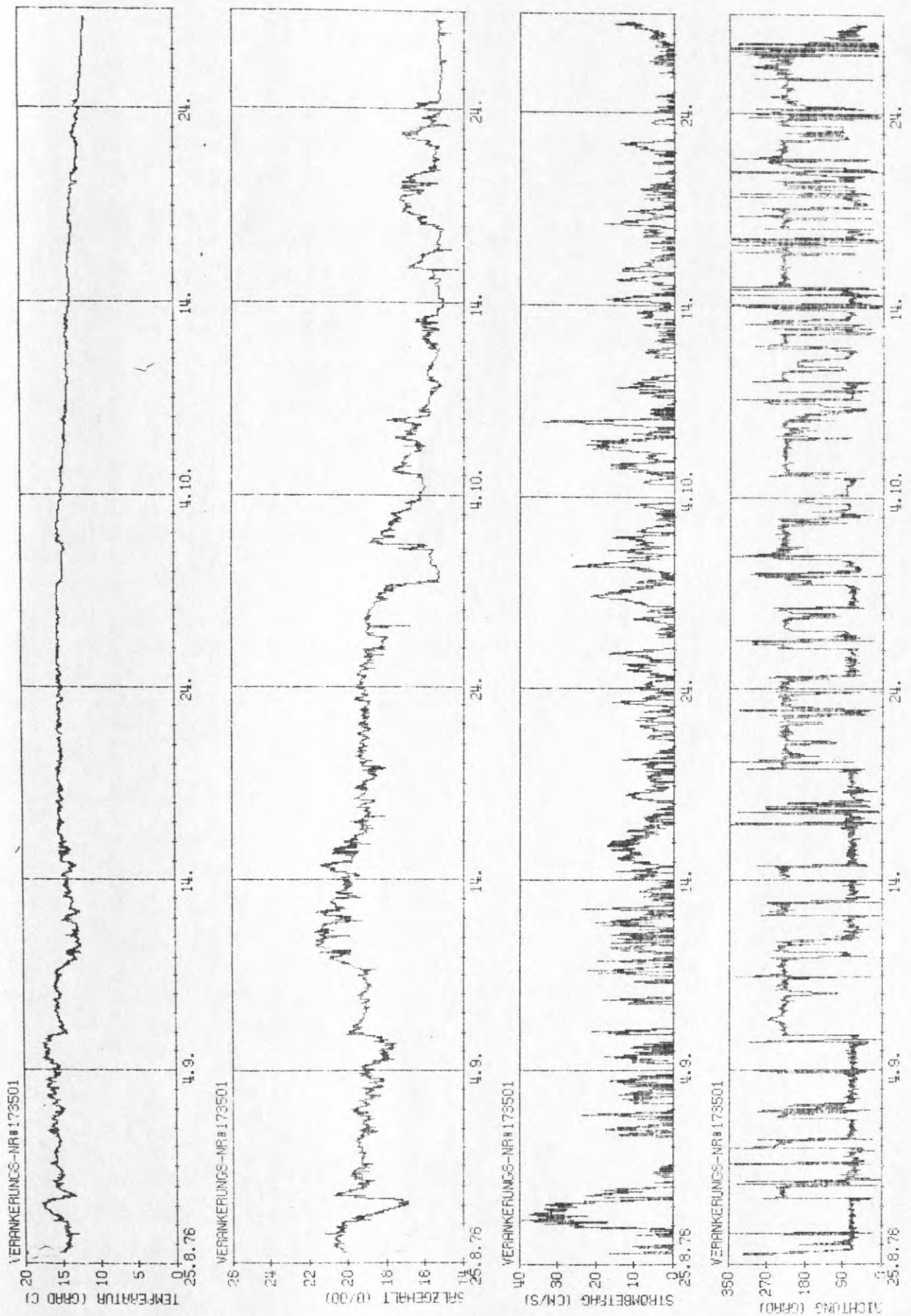


Abb. 20 e

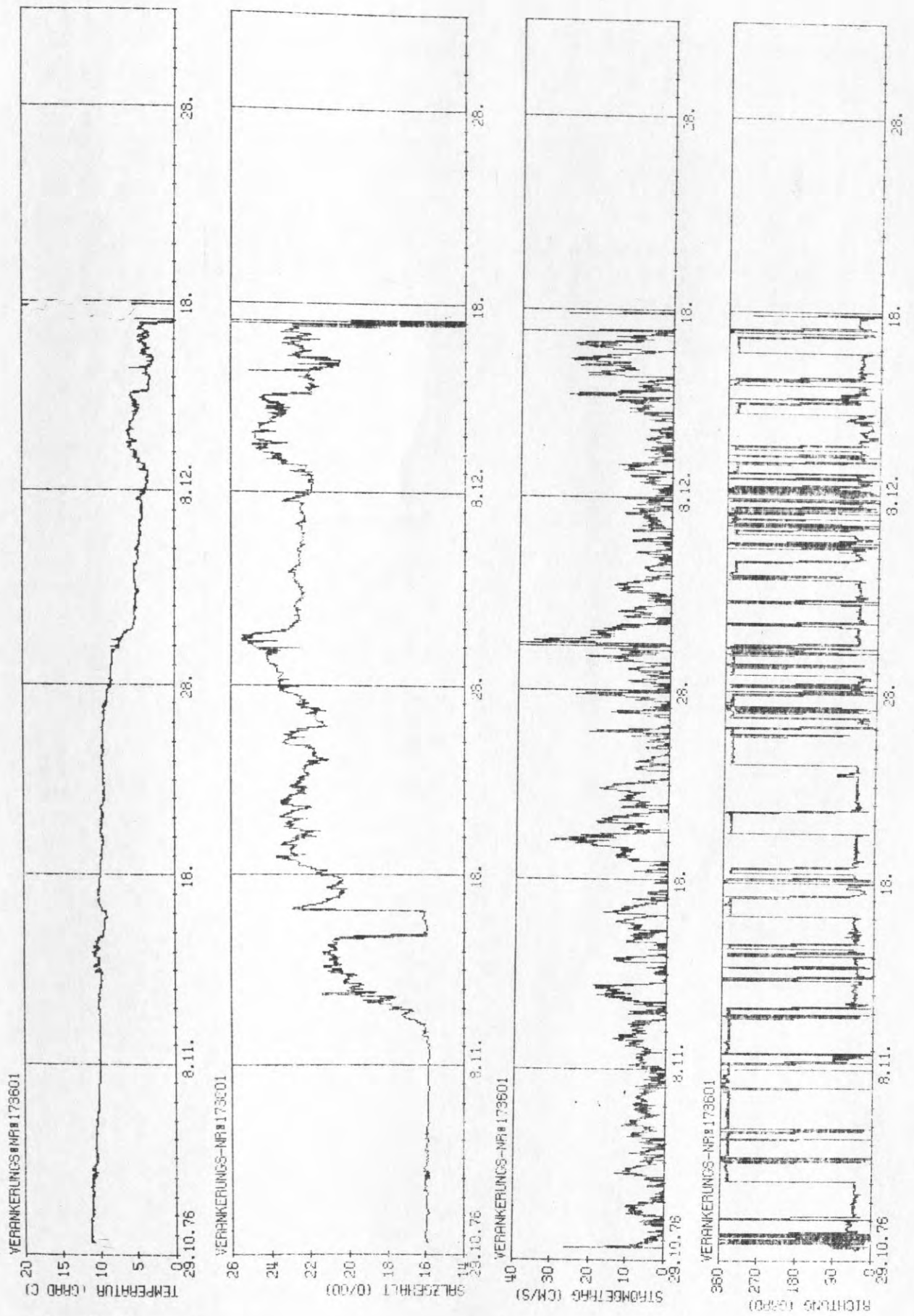


Abb. 20 f

Abb. 21 a

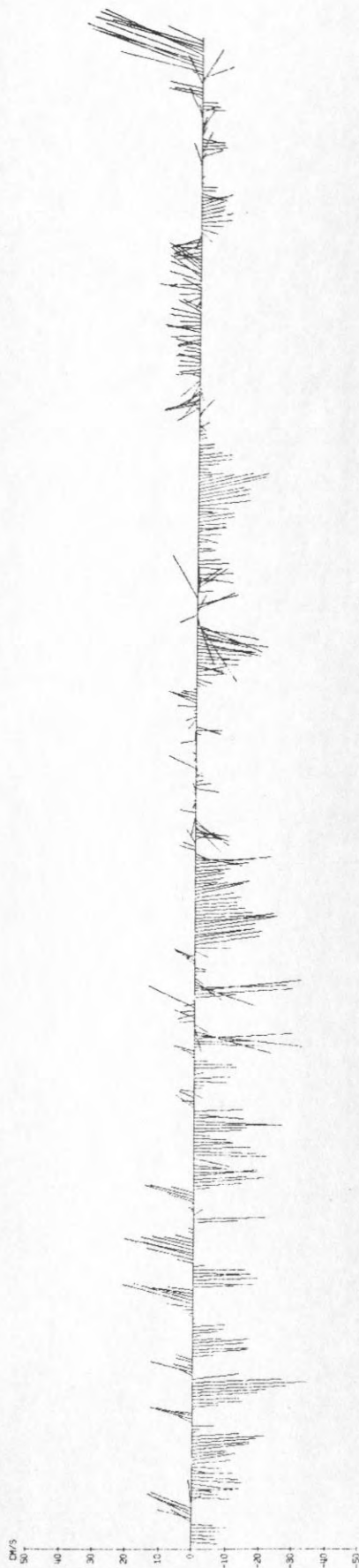


Abb. 21 b

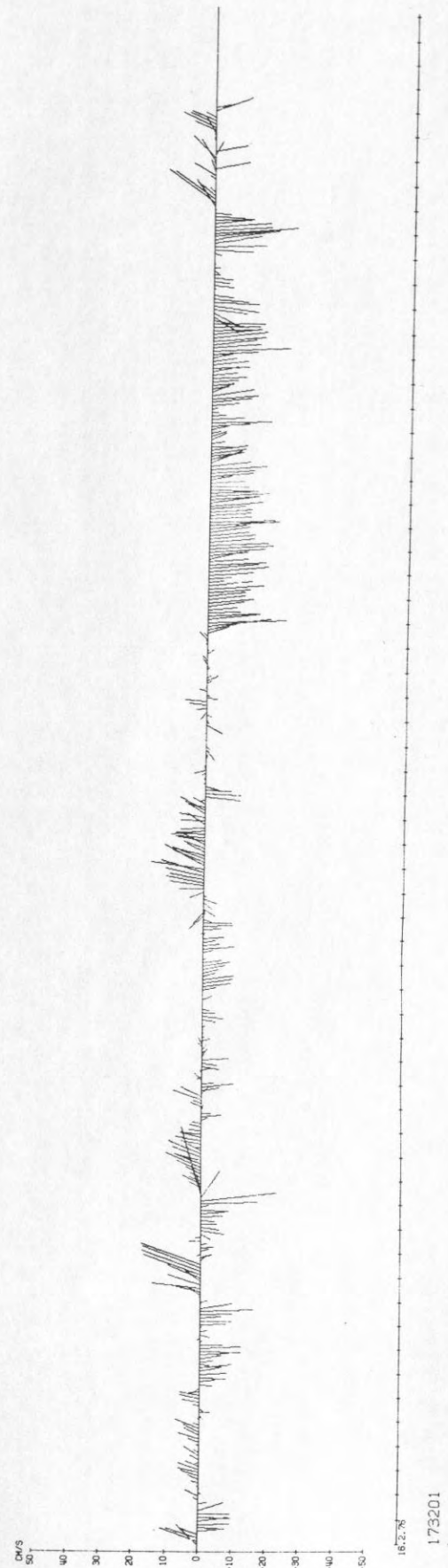
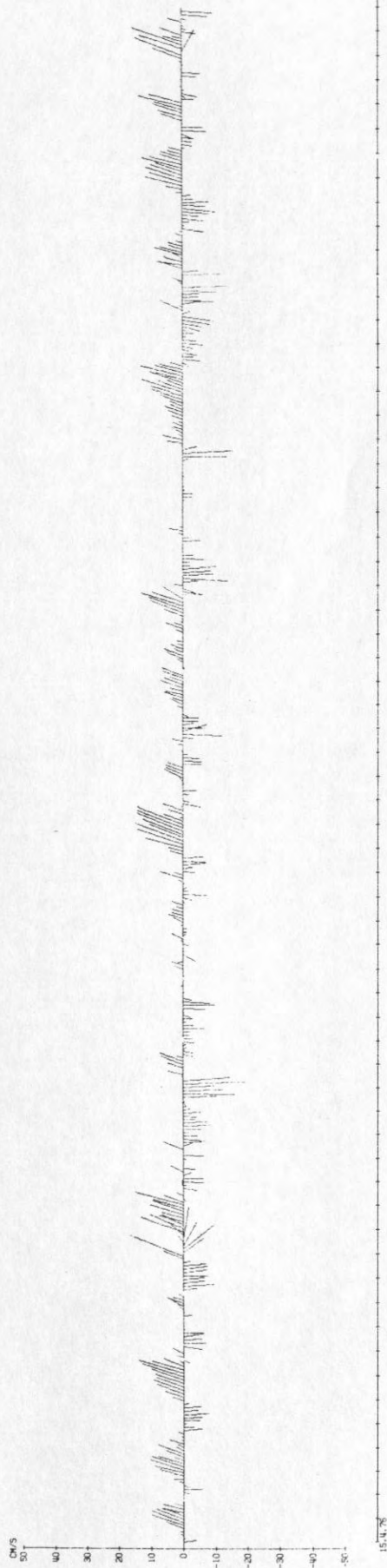


Abb. 21 a - f : Vektor - Zeitdiagramme der Stromvektoren.

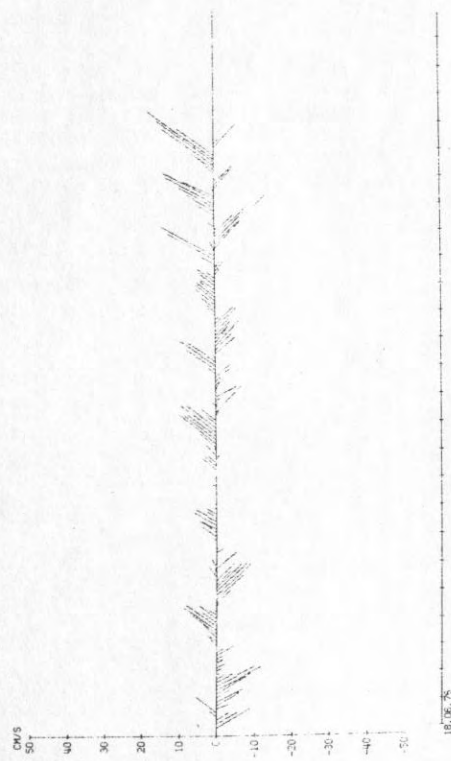
Zur Verdeutlichung der Hauptstromrichtungen
gedreht um 90°

Abb. 21 c



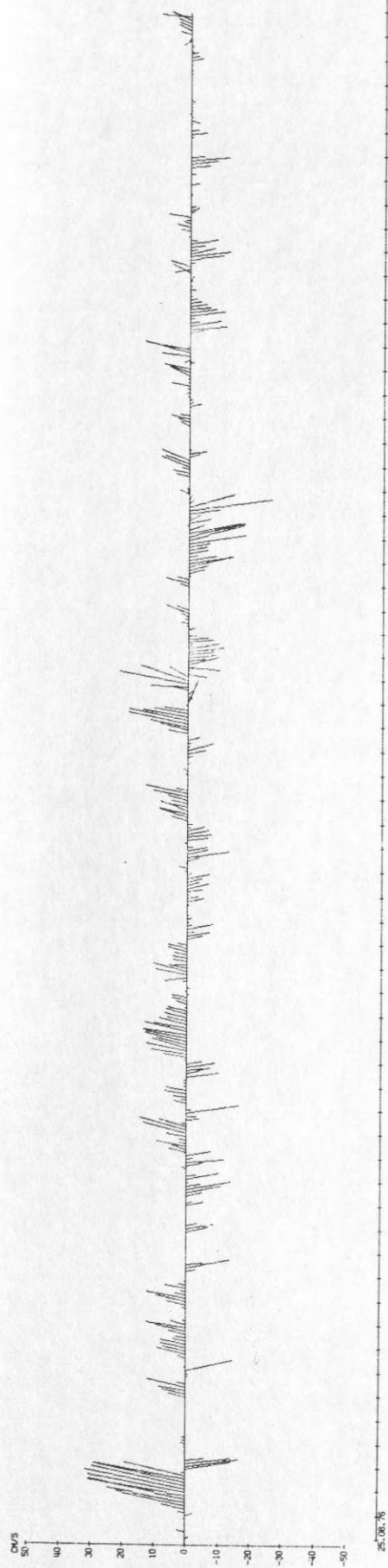
173301

Abb. 21 d



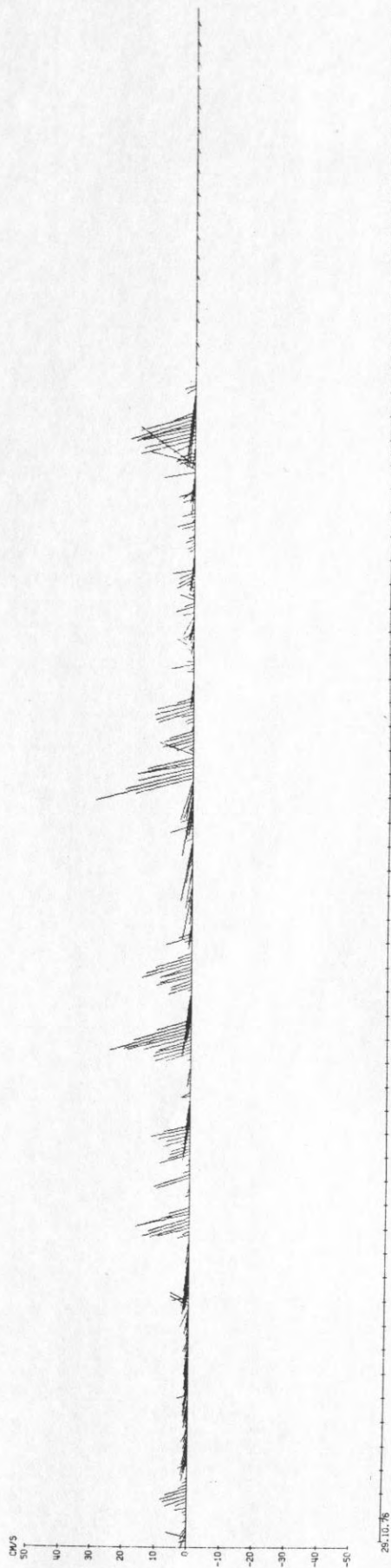
173401

Abb. 21 e

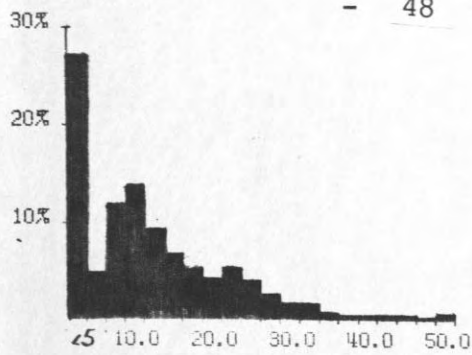


173501

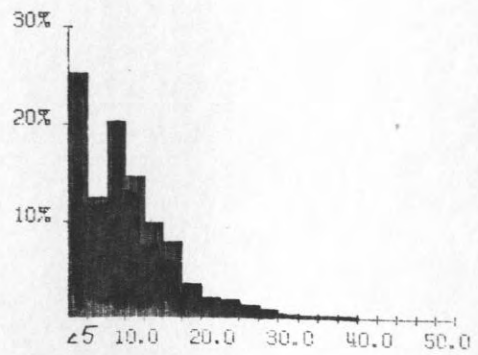
Abb. 21 f



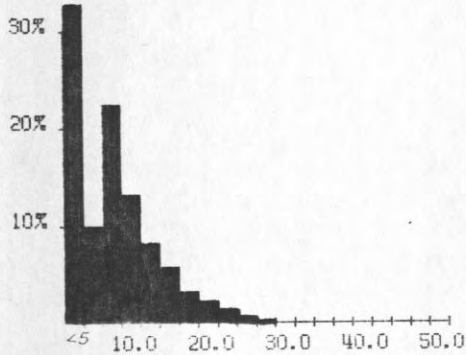
173601



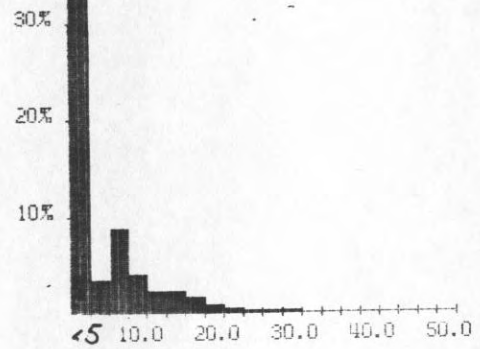
173101 VOM 12.12.75 BIS 16.02.76



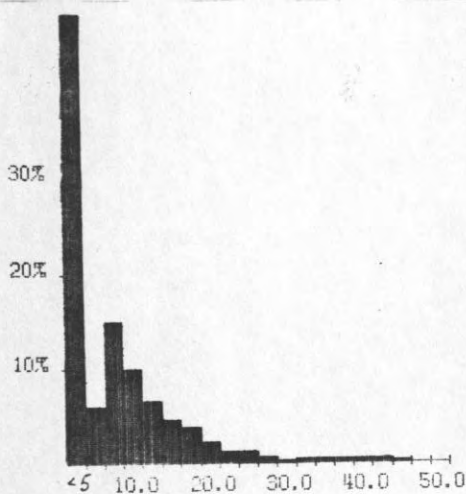
173201 VOM 16.02.76 BIS 15.04.76



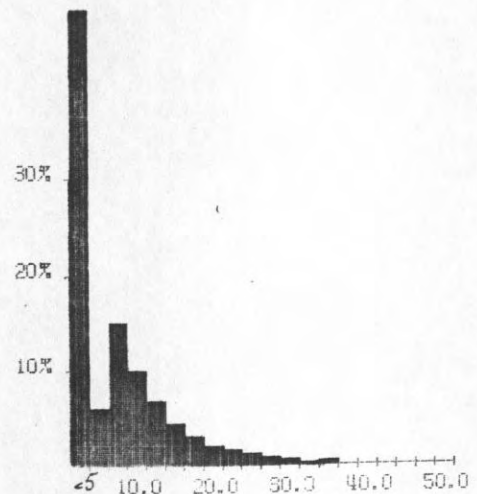
173301 VOM 15.04.76 BIS 18.06.76



173401 VOM 18.06.76 BIS 25.08.76



173501 VOM 25.08.76 BIS 29.10.76



173601 VOM 29.10.76 BIS 28.12.76

Abb. 22 : Prozentuale Verteilung der Stromgeschwindigkeiten in den einzelnen Meßphasen

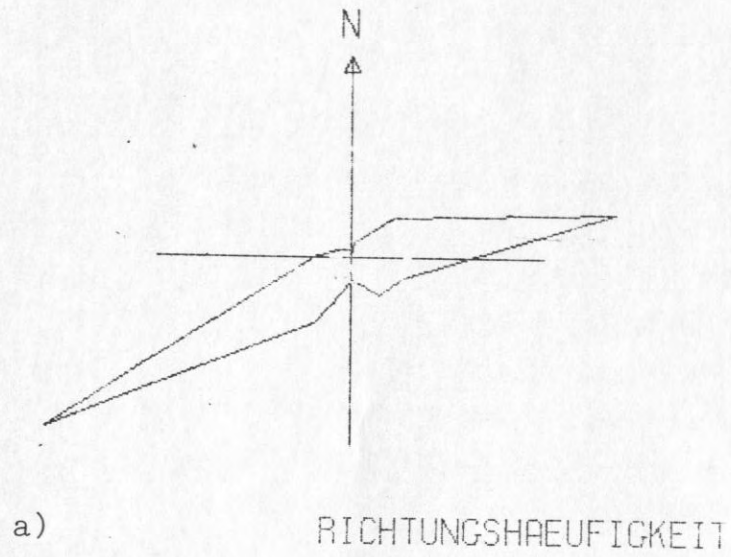


Abb. 23 : Häufigkeitspolygon der Stromrichtungen für
Dezember 1975 - Okt. 1976 und

3.2 Meroplanktisches Larvenangebot

Die Besiedlung von Weichböden wie in unserem Experiment geschieht größtenteils über das Plankton. D.h. das meroplanktische Larvenangebot ist mitbestimmend für die Ereignisse am Boden. Da man mit vertretbarem Aufwand das Plankton nicht kontinuierlich registrieren kann - was nötig wäre, um gesicherte Relationen zu finden - haben wir uns auf ca. vierwöchige Stichproben beschränkt.

Betrachtet man die Hauptgruppen des Meroplanktons, die Mollusken- und Polychaetenlarven, so kommt in unserem Material eine deutliche Verschiebung der Maxima zum Ausdruck (Abb. 24). Die Polychaetenlarven sind von Anfang des Jahres an mit gelegentlichen Einbrüchen bis September dominierend. Überlappend damit treten dann die Molluskenlarven ab Juli zahlenmäßig hervor. Ihre größte Dichte liegt - ebenfalls mit gelegentlichen Einbrüchen - von Juli bis Dezember/Januar. Dem gleichen Muster passen sich die Gastropodenlarven an, wenn auch mit wesentlich geringeren Abundanzen. Seesternlarven wurden nur im Juli und August gefangen, während Balanusnauplien das ganze Jahr hindurch präsent waren (Maxima April und Dezember).

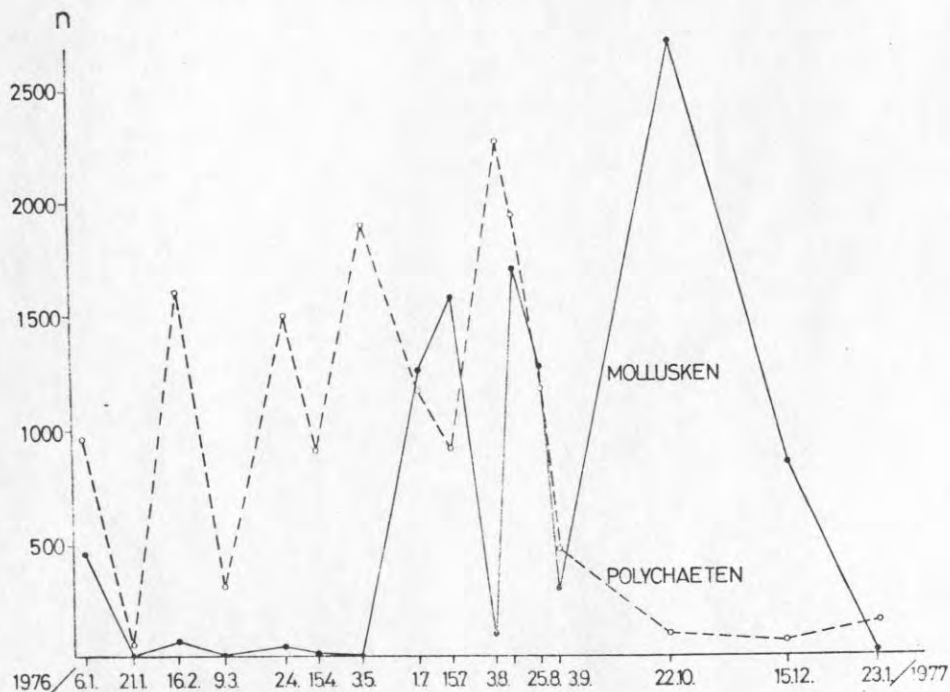


Abb. 24: Häufigkeit von Molluskenlarven (—) und Polychaetenlarven (-----) im Plankton. Vertikalholz durch 20 m Wassersäule. Gefiltertes Volumen ca. 0,4 m³.

Datum Art	6.1.	27.1.	16.2.	9.3.	2.4.	15.4.	5.5.	1.7.	15.7.	5.8.	12.8.	25.8.	3.9.	22.10.	15.12.	23.1.	1.3.
Acartia	8	-	7	12	69	8	138	13	29	197	302	1000	278	83	10	54	37
Oithona	949	221	662	131	520	93	946	664	308	113	335	423	294	633	548	402	195
Temora	2	-	21	27	-	5								5	5	19	7
Paracalanus	280 207		9 4	3 1	7 16	64 -	366	1 1	3	2 1	22 14	5 4	6 3	56 47	48	61 37	4 7
Pseudocalanus	20 4	1 2	15 9	13 6	16 5	30 26	173 100	8 5	2	1 -	1 -	- -	1 -	17 3	6 4	18 7	4 2
Centropages	23	1 2	1 7	4 12		11 17	78 100	81 109	88 108	81 175	138 341	93 205	71 82	38 46	45 79	42	27
Copepodit	248	82	210 104	168 111	949 253	1062 363	2224 913	341 175	675 310	847 169	913 498	1433 1083	433 195	1511 300	1110 1594	378	110
Nauplius	252	1	1145	481	1909	1096	5345	1942	1237	3071	672	2550	567	425	797	238	115
Calanus	1	-	-	-	-	-											
Cypris	1	-	1	-	1	5	14				6	2	2	14	6	1	
Cyphonautes	107	-	35	14	10	1	1	-	-	1	32	5	9	43	531	116	2
Mollusken	461	-	51	5	21	6	-	1228	1550	80	1627	1267	305	2623	847	10	-
Polychaeten	964	47	1511	275	1494	913	1906	1162	925	2274	1942	1167	481	102	61	147	40
Gastropoden	-	1	3	3	-	-	-	1	1	9	4	1	4	5	15	3	
Asterias	-	-	-	-	-	-	-	38			7						
Balanus	52	16	30	38	104	56	16	3	2	18	14	1		14	74	26	1
Eier, undet	-	-	2	-	-	1	viele						viele-		-	1	
Podon	-	-	1	-	-	1	8	9	35	61	32	60	283	-	-	2	
Eradne							3	1			2			7	200	2	
Harpactic.	8	-	2	-	-	-	-	1	-	1	4	-	-	-	2	6	1
Oikopleura	26	-	-	-	-	-	-	-	1	15	302	850	39	163	367		
Sagitta	105	4	15	1	-		1	1						11	10	5	
Crangon Zoea								1	1	1	2						
Carcin. Zoea								1	1	1	2						

3.3 Gemeinschaftsentwicklung

Die Gemeinschaftsentwicklung wird nach der Schilderung der Veränderungen im Gemeinschaftshabitus dargestellt anhand der primären und abgeleiteten Parameter. Primäre Parameter meint in diesem Falle, daß sie ohne Umrechnungen aus den Daten abgelesen werden können. Darunter fallen: Abundanz, Artenzahl und Dominanz. Die verschiedenen Versuchssubstrate werden dann untereinander auf ihre Similarität, d.h. auf ihre Übereinstimmung verglichen. Abgeleitete Parameter umfassen dementsprechend errechnete Werte für die Diversität und Äquität.

3.3.1 Allgemeiner Verlauf

Nachdem am 15.12.1975 die letzten Behälter eingebracht worden waren, wurden alle Deckel und Abdeckungen entfernt und so die Oberfläche zur Besiedlung freigegeben.

Äußerlich war den Substraten bis Anfang Mai wenig Veränderung anzusehen. Nur Detritus und eingeschwemmte Diatomeen gaben der Oberfläche ein bräunliches Aussehen, das durch die Oberflächentopographie und Strömungsmarken strukturiert war. Im Mai wurde die ganze Versuchseinrichtung incl. Zaun und Leinen von einer dichten Schicht von Polydora sp., einem röhrenbewohnenden Polychaeten, besiedelt, die einem Rasen glich. Gleichzeitig waren auch andere Polychaeten zu sehen, die in diesem "Gestrüpp" von Polydoraröhren umherkrochen. Bereits im August löste sich der Rasen und fiel zum Teil in großen Placken ab. Nur auf den Schwebesubstraten hielt er sich etwas länger. Zu Tage trat jetzt eine Oberfläche, die schon deutlich gezeichnet war von Wühlspuren, Muschelsiphonen sowie lappigen Disomaröhren und von Muscheln und Sedimentwühlern "ausgeblasenem" Sediment, das in kleinen Häufchen zu sehen war. Es wurde deutlich, daß die Sedimentoberfläche bereits gröber sortiert war, d.h., daß Muschelschill und gröbere Sedimentanteile vorherrschten. Dieser Eindruck änderte sich auch dann nicht mehr wesentlich, wenn auch noch einzelne Arten hinzukamen und die Spuren einiger Arten noch deutlich wurden. Auch im

Querschnitt zeigten sich erste Folgen der Besiedlung und der damit verbundene Bioturbation: die obersten 1,5 - 2 mm der Sedimentschicht waren deutlich braun gefärbt und stachen ab von dem darunterliegenden Material, das noch in der gleichen Verfassung war wie beim Einsetzen. Im Herbst tauchten die ersten leeren Abra-Schalen auf dem Sediment auf; Zeichen dafür, daß eine Generation von Abra alba schon ihren Lebenszyklus abgeschlossen hatte.

Auf den Schwebesubstraten war der Verlauf nach der Polydora-Massenentwicklung etwas anders. Hier kam es zu weiterem Massenauftreten von einzelnen Arten wie z.B. Saxicava sp. und Montacuta bidentata. Auch Mytilus edulis siedelte sich auf den Reifen an und bestimmte zumindest optisch das Bild. Auf den Schwebesubstraten wurde die Sedimentoberfläche nie wieder "hell" wie auf den anderen Substraten. Nur an Stellen starker Probenentnahme waren noch längere Zeit nackte Flächen zu sehen.

Die erste Probennahme am 22.12.1975 erbrachte nur Meiofauna (Nematoden und Harpacticoiden). Die ersten Siedler der Makrofauna erschienen in den Proben vom 30.12.. Es waren junge Bodestadien der Bivalvier Cyprina islandica, Abra alba, Mya truncata und Cardium fasciatum sowie einzelne Exemplare anderer Arten. Polydora und wenige Harmothoe waren die einzigen Polychaeten,. Offenbar wirkte sich der Herbst/Winter-Larvenfall hier gerade noch aus.

Bei abnehmenden Individuenzahlen verändert sich wenig bis Anfang April, wo Nephtys erscheint, Scoloplos armiger in vereinzelten Exemplaren zu finden ist und Eteone in Bodennähe auftritt. Polydora ist zu diesem Zeitpunkt auf den Wannen schon massenhaft vertreten. Der Mai bringt das gleiche Bild, nur ist die Polydorabedeckung jetzt dicht und über alle Substrate ausgedehnt.

Wesentliche Veränderungen in der Artenzusammensetzung treten erst im Juni und verstärkt im Juli auf. In diesem Monat ist (mit Einschränkungen) schon das endgültige Artenspektrum auf den

Legenden zu Tabelle 5a und 5b:

Tabelle 5a: Artenliste der frischgesiedelten Formen mit Einteilung der Häufigkeit auf den fünf unterschiedlichen Höhenniveaus der Versuchssubstrate (Symbole siehe Abb. 7)

☒ keine Probe

☐ keine Besiedlung

(+) vereinzelt 1-2 Ind./20 cm² bzw. 1-3 Ind./80-100 cm²

+ wenige 2-10 Ind./20 cm² 4-50 Ind./80-100 cm²

viele 11-100 Ind./20 cm² 51-500 Ind./80-100 cm²

massenhaft 100 Ind./20 cm² 500 Ind./80-100 cm²

Tabelle 5b: Artenliste der Gesamtf fauna auf den fünf unterschiedlichen Höhenniveaus der Versuchssubstrate (Symbole s. Abb. 7 und Tabelle 5a)

DATUM	30.12.75	6.1.76	27.1.76	16.2.76	9.3.76	2.4.76	15.4.76	7.5.76	11.6.76	15.7.76	12.8.76	21.9.76	22.10.76	15.12.76	23.1.77
OBJEKT	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916	BWT 1916
MOLLUSCA															
Musculus marm.															
Mytilus edulis															
Astarte spp.															
Montacuta bident.															
Cardium fasc.															
Cardium lam.															
Cyprina isl.															
Spisula subtrunc.															
Abra alba															
Macoma baltica															
Macoma calcares															
Tellina sp.															
Phaxos pelliculus															
Saxicava arctica															
Saxicava rugosa															
Alcidis gibba															
Mya truncata															
Zirphea crispata															
Opistobranchia															
POLYCHAETA															
Harmothoe spp.															
Pholoe minuta															
Eteone spp.															
Castalia punctata															
Anatides mucosa															
Eumida sp.															
Eulalia sp.															
Nereis spp.															
Nephtys spp.															
Scoloplos armiger															
Spio filicornis															
Polydora sp.															
Disoma multiset															
Pherusa plumosa															
Scalibregma infl.															
Arenicola marina															
Pectinaria koreni															
Ampharete sp.															
Terebellides str.															
Euchone papillosa															
CRUSTACEA															
Diatylis rathkei															
Corophium volut.															
sonst. Crustaceen															
SONSTIGE															
Asterias rubens															
Ophiura albida															
Echinus esculent.															
Haliaryptus spin.															
Nemertini															
Panipoda															
Holothuria															

longa/barbata

mind 2 Arten
4 Arten

ciliata/ligni

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

+

ARTENLISTE

DATUM	30.12.75	6.1.76	27.1.76	16.2.76	9.3.76	2.4.76	15.4.76	7.5.76	11.6.76	15.7.76	12.8.76	21.9.76	22.10.76	15.12.76	23.1.77	BEMERKUNG
OBJEKT	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	BWT 19/16	
MOLLUSCA																
Musculus marm.																
Mytilus edulis																
Astarte spp.																
Montacuta bident.																"D. LARVEN
Cardium fasc.																
Cardium lam.																
Cyprina isl.																
Spisula subtrunc.																
Abra alba																
Macoma baltica																
Macoma calcaria																
Tellina sp.																
Phaxas pelliculus																
Saxicava arctica																
Saxicava rugosa																
Aloidis gibba																
Mva truncata																
Zirphea crispata																
Opisthobranchia																
POLYCHAETA																
Harmothoe spp.																
Pholoe minuta																
Eteone spp.																
Anatides mucosa																
Eumida sp.																
Eulalia sp.																
Nereis spp.																
Nephtys spp.																
Scoloplos armiger																
Spio filicornis																
Polydora sp.																
Disoma multiset.																
Pherusa plumosa																
Scalibregma infl.																
Castalia punctata																
Arenicola marina																
Pectinaria koreni																
Ampharete sp.																
Terebellides str.																
Euchone papillosa																
CRUSTACEA																
Diastylis rathkei																
Corophium volut.																
sonst. Crustaceen																
SONSTIGE																
Asterias rubens																
Ophiura albida																
Echinus esculent.																
Haliacryptus spin.																
Nemertini																
Pantopoda																
Holothuria																

Longy/ Barbato

2 ARTEN
mind. 2 ARTEN

Ciliata/ Ligni

Versuchssubstraten zu finden. Mollusken und Polychaeten siedeln in zum Teil sehr hohen Zahlen. Im September findet sich Montacuta bidentata zahlreich ein und dominiert auf den Schwebesubstraten. Auch Phaxas pellucidus, Nereis sp., Pherusa plumosa sowie einige Opisthobranchier und Crustaceen sorgen jetzt für eine relativ große Vielfalt der Gemeinschaft. Im September ist die Artenzahl auf allen Substraten am höchsten. Zum Winter hin fällt sie wieder ab, was möglicherweise schon einen Einfluß der Saisonalität und einen gewissen Reifegrad der Gemeinschaft andeutet. Viele Arten verschwinden im Winter und geben Raum für den neuen Herbst/Winter-Larvenfall, der in den Dezember- und Januar-Proben (1977) voll zum Ausdruck kommt.

Die Entwicklung der Bodentiergemeinschaft wird zusammenfassend in zwei Artenlisten dargestellt. Tabelle 5a erfaßt nur die frisch-gesiedelten Formen, d.h. Muscheln, die noch keine adulte Schale gebildet haben (Dissoconcha) und Polychaeten mit Größen, die nur unwesentlich über denen ihres Erstauftretens liegen, Tabelle 5b alle Größen auf fünf unterschiedlichen Tiefenhorizonten. Außerdem wird die Häufigkeit in beiden Tabellen durch unterschiedliche Symbole von "vereinzelt" über "wenige", "häufig" bis "massenhaft" angezeigt (s. Legende).

3.3.2 Abundanz

Zusammen mit der Artenzahl ist die Individuendichte (Abundanz pro Flächeneinheit) derjenige Parameter, der Aufschluß gibt über den Stand einer sich entwickelnden Bodentiergemeinschaft. Auf den Abbildungen 25-40 werden zwei verschiedene Symbole (volle und offene Kreise) verwendet, um zwei verschiedene Probengrößen anzuzeigen (20 cm^2 und 80 cm^2 bzw. 100 cm^2). Die Kurven überlappen sich meist und lassen sich ohne großen Bruch weiterverfolgen.

a) B (kleine Versuchsbehälter am Boden)

Die Gesamtindividuendichte ist zu Beginn des Experimentes sehr niedrig. Bis Mai liegt sie bei Werten unter $2000 \text{ Ind./}0,1 \text{ m}^2$. Der große Polydoraschub läßt die Zahlen bis auf $22\,000/0,1 \text{ m}^2$ am Rand und $12\,000/0,1 \text{ m}^2$ in der Mitte anwachsen. (Um mögliche

Unterschiede in der Besiedlung in den Proben auszugleichen, wurde bei jedem Termin ein Behälter vom Rand und einer mehr aus der Mitte genommen). Daß der unterschiedliche Polydora-Peak eine Folge der Exposition der Randproben war, ist denkbar, wegen der geringen Probenzahl aber nicht schlüssig belegbar. Nach dem Zusammenbruch von Polydora sinken die Abundanzwerte wieder auf 4 000 Ind./0,1 m² ab, um dann stetig anzusteigen auf 6 000 - 7 000 Ind./0,1 m².



n · 10³

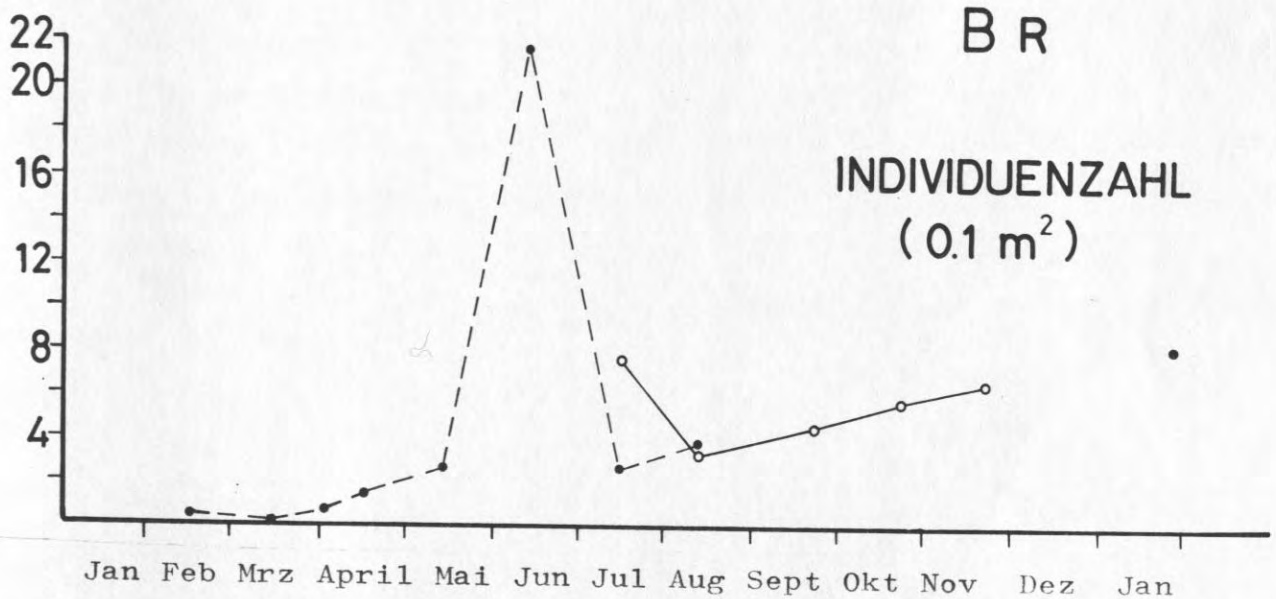


Abb. 25: Individuenzahl/0,1 m² in den kleinen Versuchsbehältern am Boden (B Rand)

Symbole: volle Kreise
offene Kreise

20 cm² Proben

80 (W,S) bzw. 100 cm²-Proben
(B, T)

b) W (Große Versuchswannen)

Hier ist das Bild ähnlich, nur ist die Kurve runder. Einem mäßig hohen Anfangswert folgt eine Abnahme im Februar und ein all-

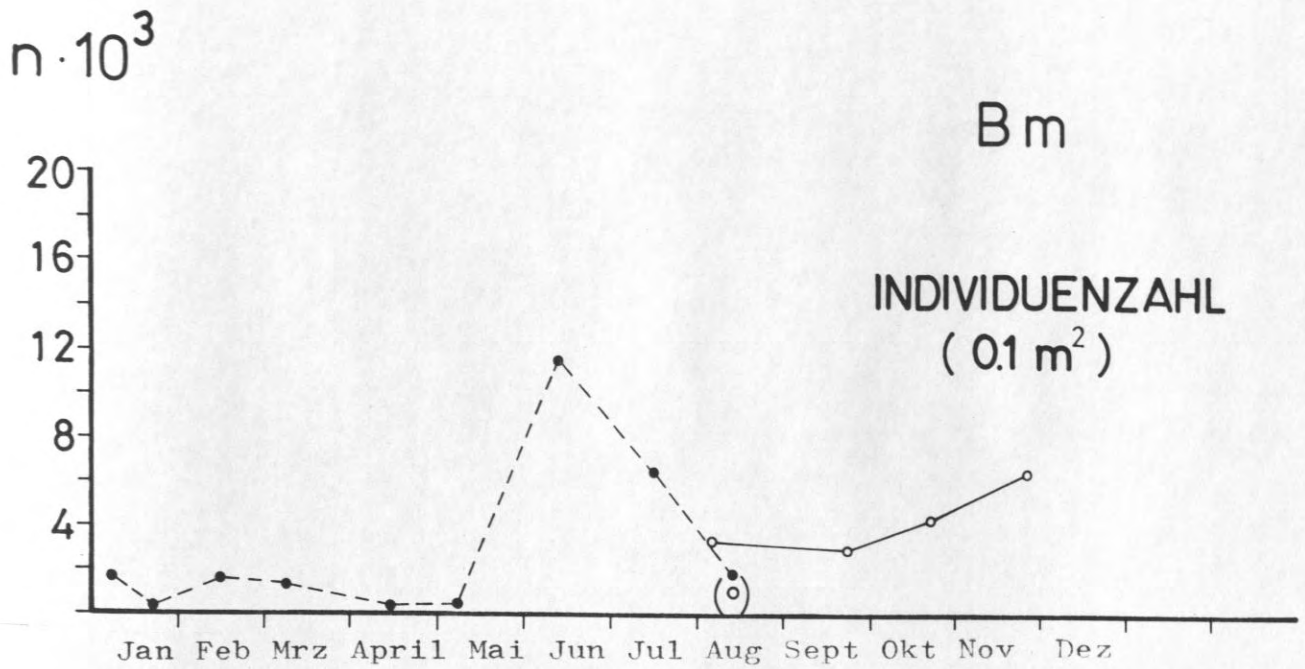


Abb. 26 : Individuenzahl/ $0,1 \text{ m}^2$ in den kleinen Versuchsbehältern
(B mitte)
Symbole siehe Abb. 25

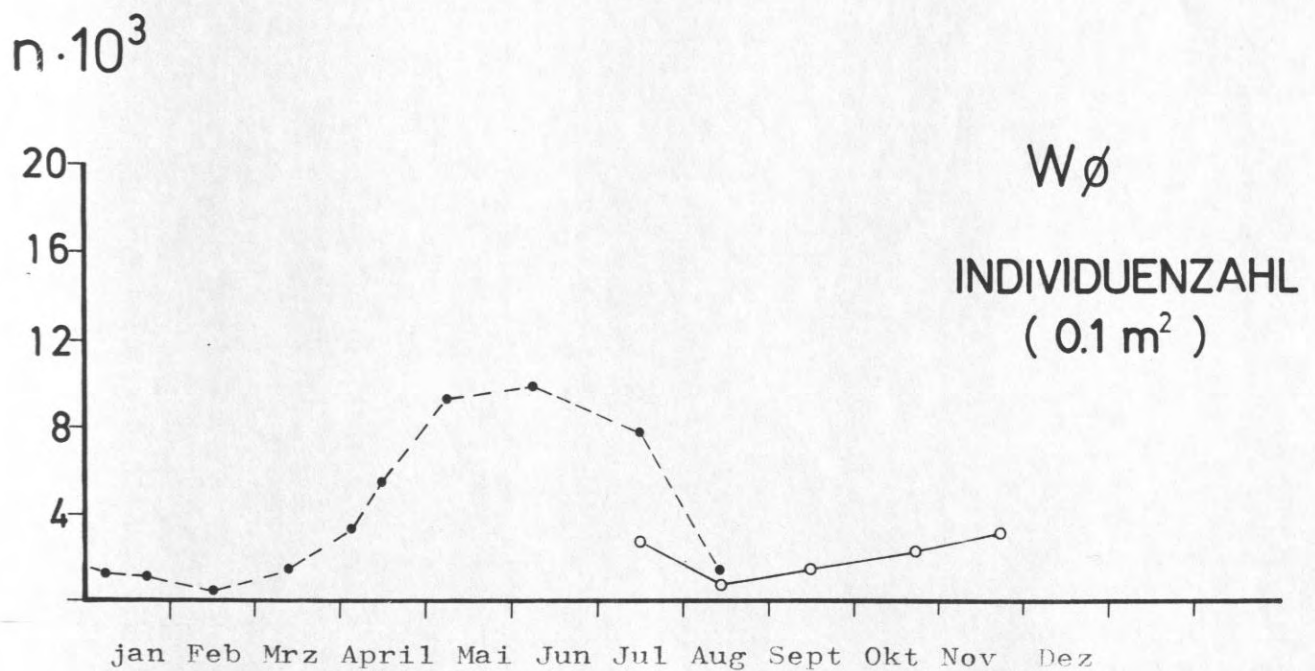


Abb. 27 : Individuenzahl/ $0,1 \text{ m}^2$ in den großen Versuchswannen
Symbole siehe Abb. 25

mählicher Anstieg ab März. Die höchste Dichte ist im Mai/Juni mit 11 000 Ind./0,1 m². Danach folgt auch hier eine Abnahme der Abundanz auf etwa 1 000 Ind./0,1 m² und nachfolgend ein stetiger Anstieg auf 3 000 Ind./0,1 m².

Um einen Eindruck der räumlichen Verteilung von Juvenilen und adulten Bivalviern und Polychaeten zu gewinnen, wurde bei jeder Bergung einer ganzen Wanne ein lückenloser Schnitt mit etwa 24 20-cm² corern quer über die Wanne gelegt; diese Proben wurden alle über 125 µ geschlämmt. Abb. 28 zeigt die Häufigkeit/ 20 cm² von Muscheln und Polychaeten in Wanne 12 vom 28. 2. 1977. Die Verteilung erscheint zufallsmäßig und der hohe Wert aus corer 24 kann auf der sekundären Ansammlung von Juvenilen am Rand beim Heben der Wanne beruhen.

Legende zu Abb. 28: Häufigkeit von Mollusken ($\frac{+}{2}$) und Polychaeten (o) pro 20 cm².
Lückenloser Schnitt mit 24 corern durch die am 28. 2. 1977 gehobene Wanne (W 12).

Alle Proben wurden über 125 µ gesiebt.

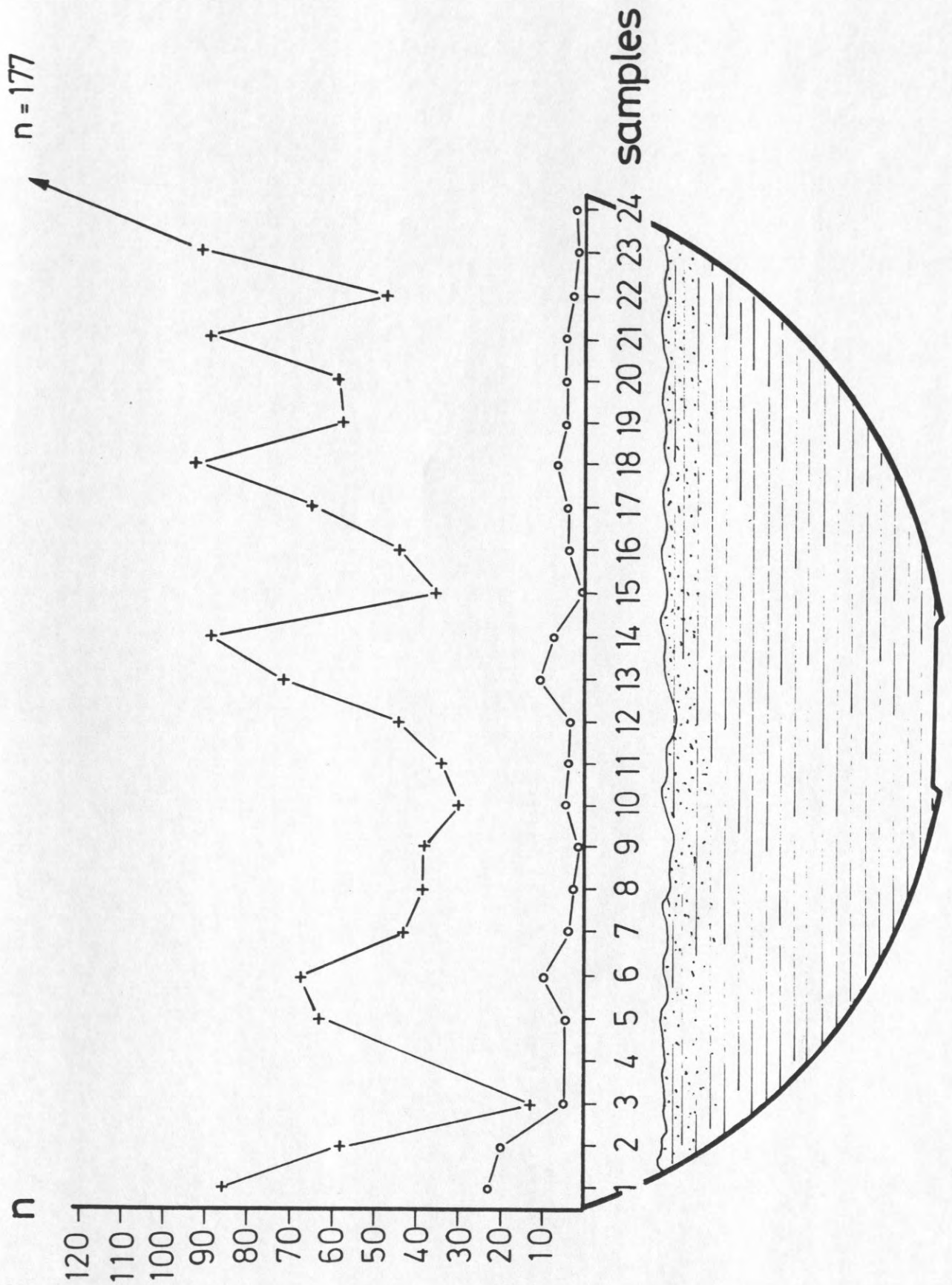


Abb. 28

c) T (kleine Behälter auf Tischen)

Auch hier wurden aus den oben genannten Gründen Rand- und Mittelproben genommen. Wie auf den bisher betrachteten Substraten folgt einer leichten Erhöhung am Anfang - bei durchweg niedriger Individuendichte - eine explosionsartige Zunahme im Mai (Polydora) bis Juni (Mytilus). Dieser Anstieg ist von allen beobachteten der höchste. Die Dichte beträgt über 55 000 Ind./0,1 m². Nach DARO & POLK (1973) kann Polydora mit bis zu 1 000 000 Individuen auf dem m² auftreten. Das Absinken erfolgt am Rand schneller als in der Mitte des Tisches; dem entspricht der auch frühere Anstieg am Rande. Grund hierfür könnte das Siedlungsverhalten von Polydora sein, die immer dort siedelt, wo schon Artgenossen sind. Aus dieser Sicht ist es verständlich, daß an exponierter Stelle die Besiedlung früh und heftig beginnt, aber wegen der kurzen Generationszeiten (3.5.22) auch früher zusammenbricht. Der Zusammenbruch endet auf einem höheren Niveau als auf B und W, bei etwa 8 000 Ind./0,1 m², und steigt dann zum Winter im Zuge der Besiedlung mit Mollusken wieder an. Hier wirkt sich schon die geschützte und bevorzugte Lage - bedingt durch die Bodenferne - aus, ein Merkmal, das sich auf den Schwebesubstraten fortsetzt.

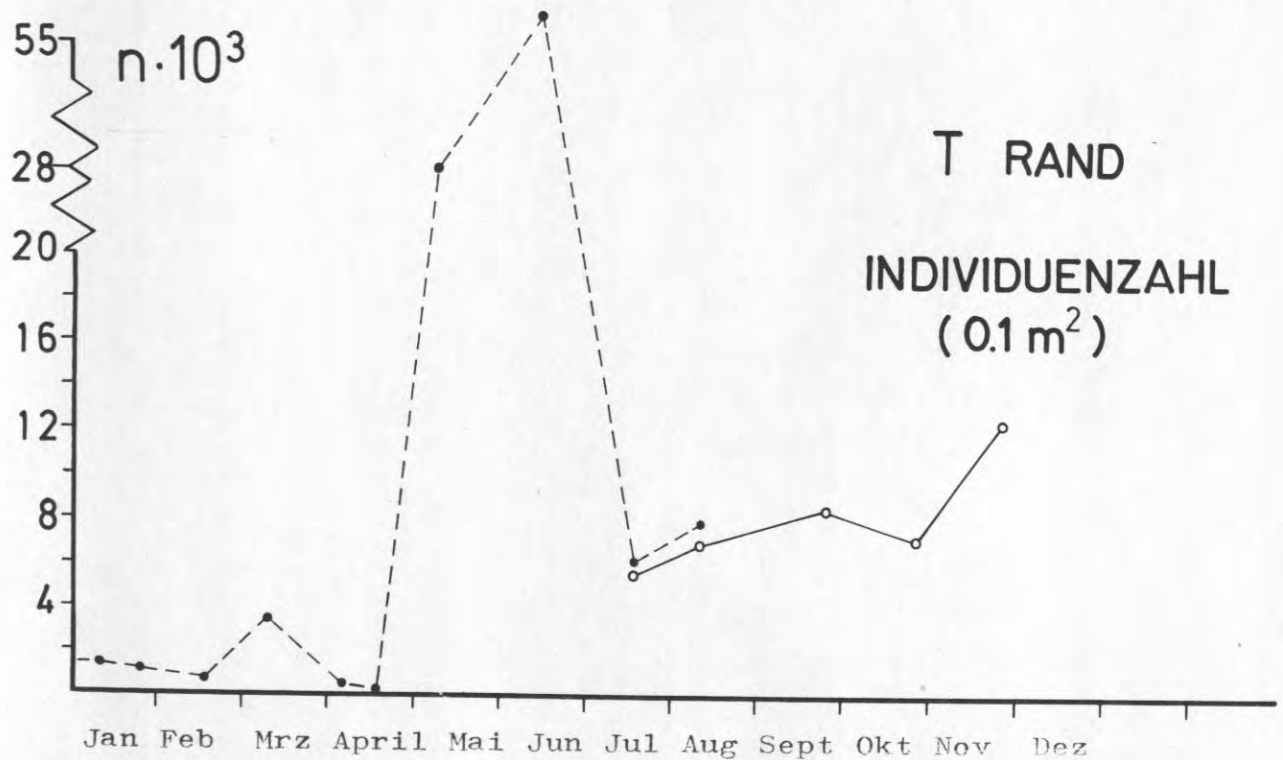


Abb. 29: Individuenzahl/0,1 m² in den kleinen Versuchsbehältern auf Tischen (T Rand)

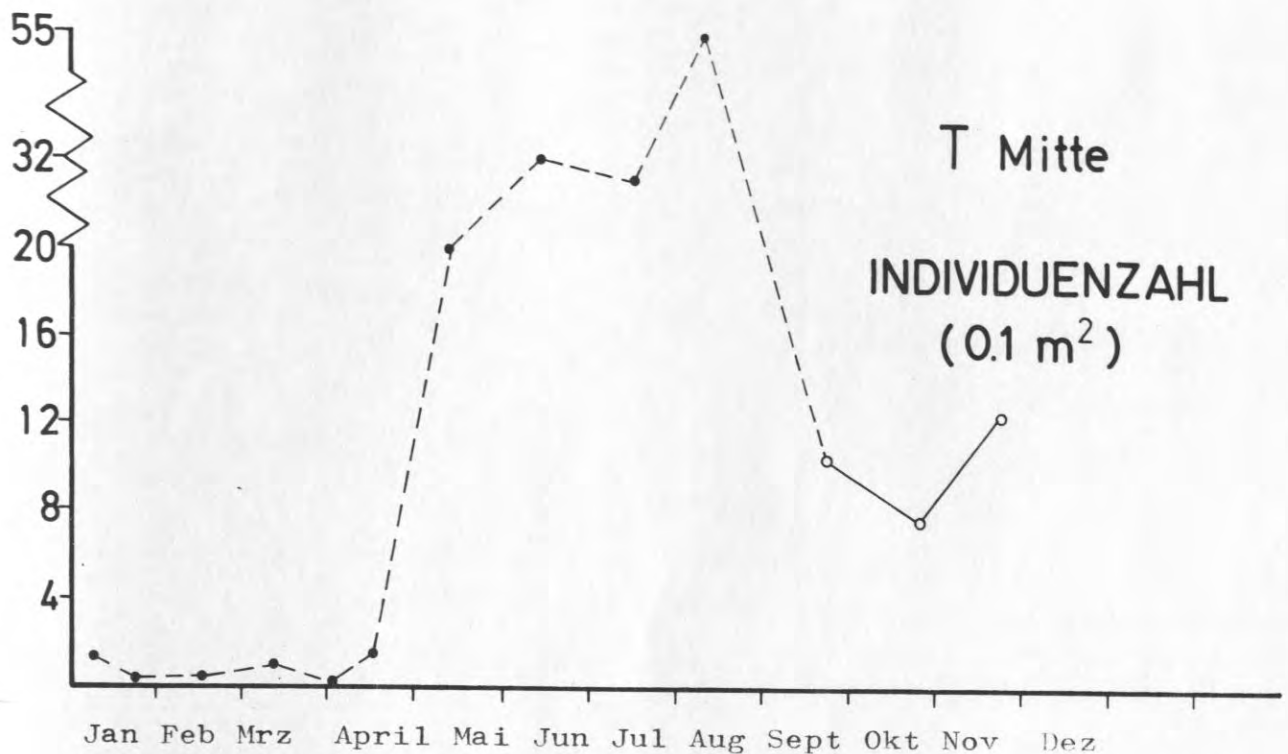


Abb. 30 : Individuenzahl/0,1 m² in den kleinen Versuchsbehältern auf Tischen (T mitte)

Symbole siehe Abb. 25

d) S₁₉ (Schwebesubstrate 2 m über Grund)

Auch hier beginnt die Besiedlung mit sehr niedrigen Abundanzwerten. Da im Mai keine Proben genommen wurden, kommt der große Anstieg der Dichte erst im Juni zum Vorschein, um dann im Juli auf 16 000 In./0,1 m² abzufallen. Träger dieser noch relativ hohen Individuendichte sind verschiedene, z.T. opportunistische Arten, die sich ablösen bzw. zugleich auftreten. Zunächst Polydora, dann Saxicava bestimmen mit hohen Besiedlungszahlen wie biomassemäßig das Bild. Hinzu kommt eine starke Besiedlung mit Mytilus, die sich aber auf dem Weichboden nicht lange halten kann und nur auf den Reifen am Rand überlebt, sowie mit Montacuta und Abra. Letztere kann aber nicht so hervortreten, wie sie es in Bodennähe tut (s.a. Dominanz 3.3)

e) S₁₆ (Schwebesubstrat 5 m über Grund)

Auf dem bodenfernsten Versuchssubstrat finden sich im April vereinzelte Organismen. Hier konnte der Herbst/Winter-Larvenfall sich nicht mehr auswirken, vermutlich weil die Larven schon zu tief abgesunken waren. Im Mai wurden keine Proben genommen,

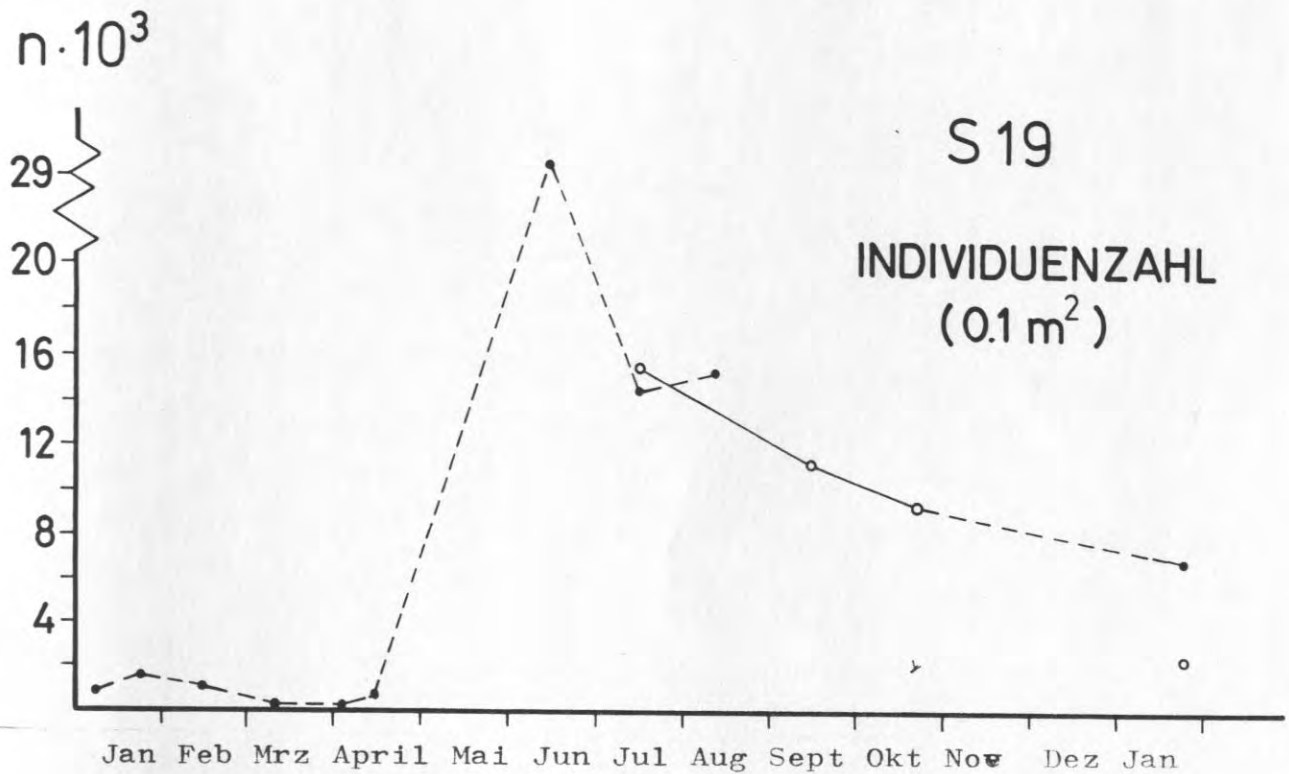


Abb. 31 : Gesamtindividuenzahl/ $0,1 \text{ m}^2$ auf dem Schwebesubstrat S₁₉ (2 m über Grund, 19 m Wassertiefe)
Symbole siehe Abb. 25

daher wird auch hier der starke Anstieg erst im Juni sichtbar. In diesem Monat bewirkt ein dichter Polydorarasen sehr hohe Abundanzwerte ($38\,000 \text{ Ind./}0,1 \text{ m}^2$); Saxicava und Mytilus sind schon häufig. Der zweite Peak im Oktober wird von Montacuta, Abra alba, Saxicava und Mytilus gebildet. Dann folgt ein Abfall auf ein noch relativ hohes Niveau ($10\,000 \text{ Ind./}0,1 \text{ m}^2$) und ein geringer Anstieg zum neuen Jahr hin.

Insgesamt ergibt sich für den Verlauf der Abundanzen auf den verschiedenen Substraten ein recht einheitliches Bild, das sich im Sommer aber in einen bodennahen und einen bodenfernen Aspekt aufteilt. Die Besiedlung ist zunächst allgemein gekennzeichnet durch ein Absinken der Anfangswerte bis zum April. Im Mai erfolgt eine explosionsartige Zunahme der opportunistischen Art Polydora auf allen Substraten (auf den Schwebesubstratarten wird diese erst im Juni sichtbar, da im Mai keine Proben genommen wurden; der Anstieg im Mai ist aber durch

$n \cdot 10^3$

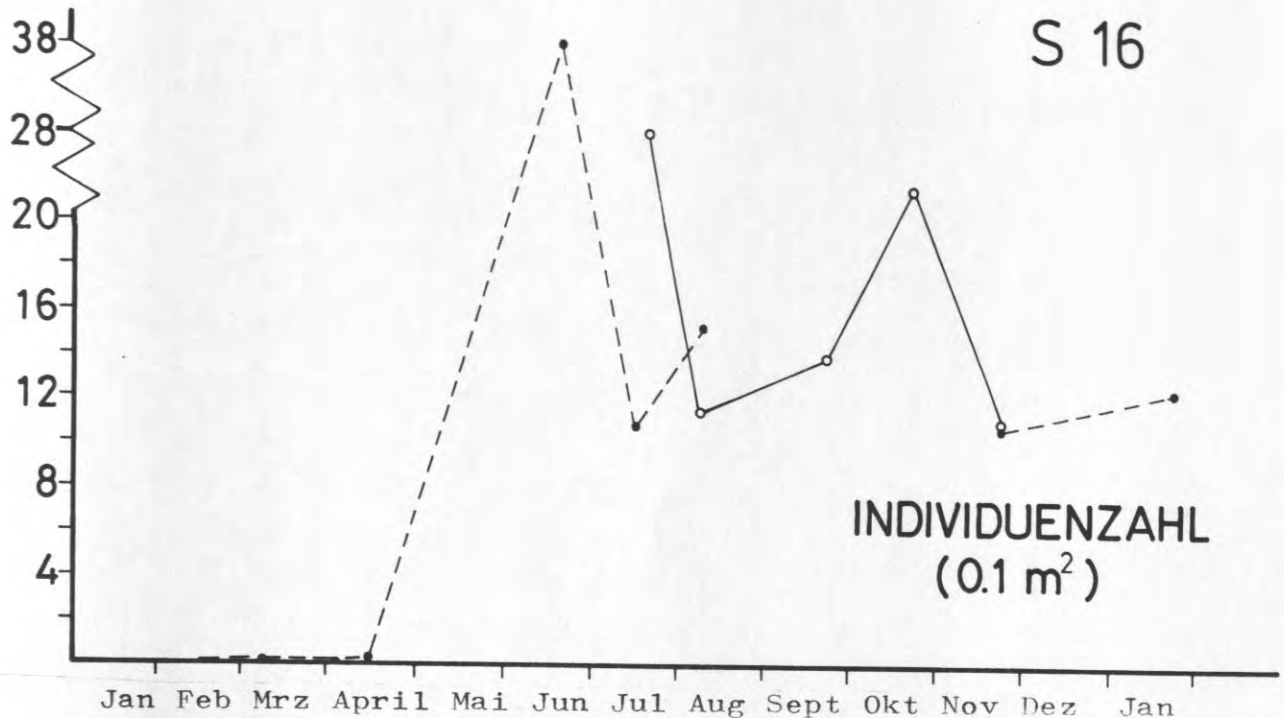


Abb. 32 : Gesamtindividuenzahl/0,1 m² auf dem Schwebesubstrat S₁₆ (5 m über Grund, 16 m Wassertiefe)
Symbole siehe Abb. 25

Tauchbeobachtungen gesichert). Die extreme Polydoradominanz dauert nur zwei Monate. Dann bricht der Polydorarasen zusammen, und die endgültige Gemeinschaft kann sich entwickeln, wobei die Abundanzwerte in der Nähe des Bodens wieder auf das Anfangsniveau zurückgehen und dann allmählich ansteigen.

Schon auf den bodenfernen Tischen ist der Polydora-Gipfel sehr ausgeprägt, aber der anschließende "Zusammenbruch" wird abgefangen von abundanten Arten wie Mytilus, Abra und Montacuta. Diese Tendenz kommt auf den Schwebesubstraten noch deutlicher zum Ausdruck, wo der Zusammenbruch des Polydorarasens zwar noch sichtbar wird, aber nachfolgende Arten mit hoher Abundanz für eine durchgehend hohe Individuendichte sorgen. Die Höhe der Abundanzwerte nach dem großen Polydorabefall ist deutlich abhängig vom Bodenabstand der Substrate. Er nimmt vom Boden zu den Versuchssubstraten in der Wassersäule zu.

Die Referenzproben aus der unmittelbaren Umgebung, mit den gleichen Methoden genommen und verarbeitet (20 cm^2), zeichnen sich durch eine weitgehend gleichbleibende Abundanz aus. Nur im Januar kommt es zu einem Ansteigen der Individuenzahlen als Folge von Neubesiedlung und im Februar zu einem mäßigen Einbruch. Hier zeichnet sich das Bild einer weitgehend stabilisierten Gemeinschaft ab. Für weitergehende Schlüsse reichen die relativ kleinen Proben nicht aus.

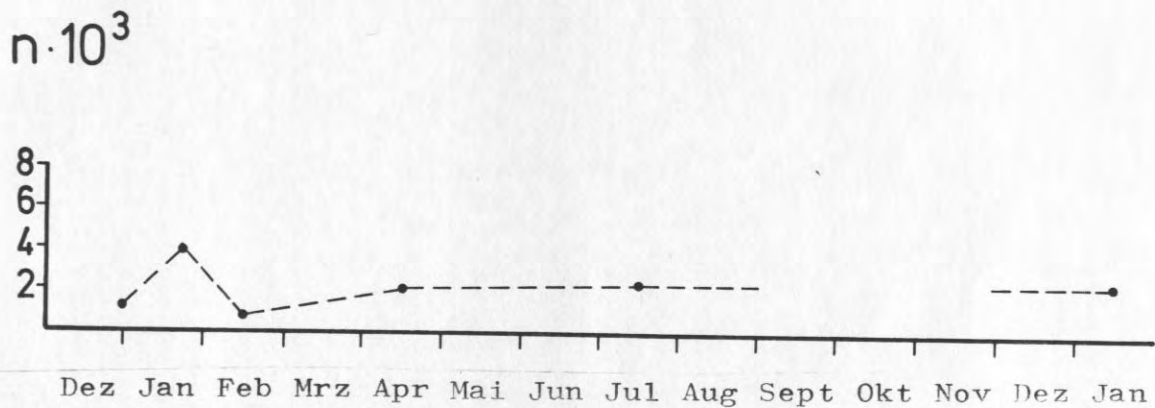


Abb. 33: Gesamtindividuenzahl/ $0,1 \text{ m}^2$ in der unmittelbaren Umgebung (Referenzprobe, Probenfläche 20 cm^2)

3.3.3 Artenzahl

Die Artenzahl ist - wie schon erwähnt - der zweite wichtige Parameter zur Beschreibung des Entwicklungszustandes einer Gemeinschaft. Die Abbildungen beruhen wieder auf zwei verschiedenen Probengrößen, die sich bei den niedrigen Werten der Artenzahl stärker auswirken als bei den Abundanzen.

Trotzdem wurde ab Juli mit den größeren Proben weiter gearbeitet, um der wachsenden Fauna und damit der zunehmenden Vereinzelung bestimmter Arten (Cardium, Mya, Euchone u.a.) Rechnung zu tragen. Ein Bruch vom cm^2 -Bereich zu der $1,5 \text{ m}^2$ -Gesamtprobe im Dezember ist unvermeidlich. Mit den verwendeten Probennehmern kann man die juvenile Makrofauna gut erfassen, für Makrofaunauntersuchungen reichen sie jedoch nicht aus.

a) B (kleine Behälter am Boden)

Zu Beginn des Experiments schwankt die niedrige Artenzahl sowohl im zeitlichen Verlauf als auch vom Rand zur Mitte der Proben. Deutlich ist aber die aufsteigende Tendenz nach dem Absinken im April/Mai und die Kulmination im September mit knapp 30 Arten. Der dann folgende Rückgang ist saisonbedingt und Zeichen für den fortgeschrittenen Zustand der Gemeinschaft.

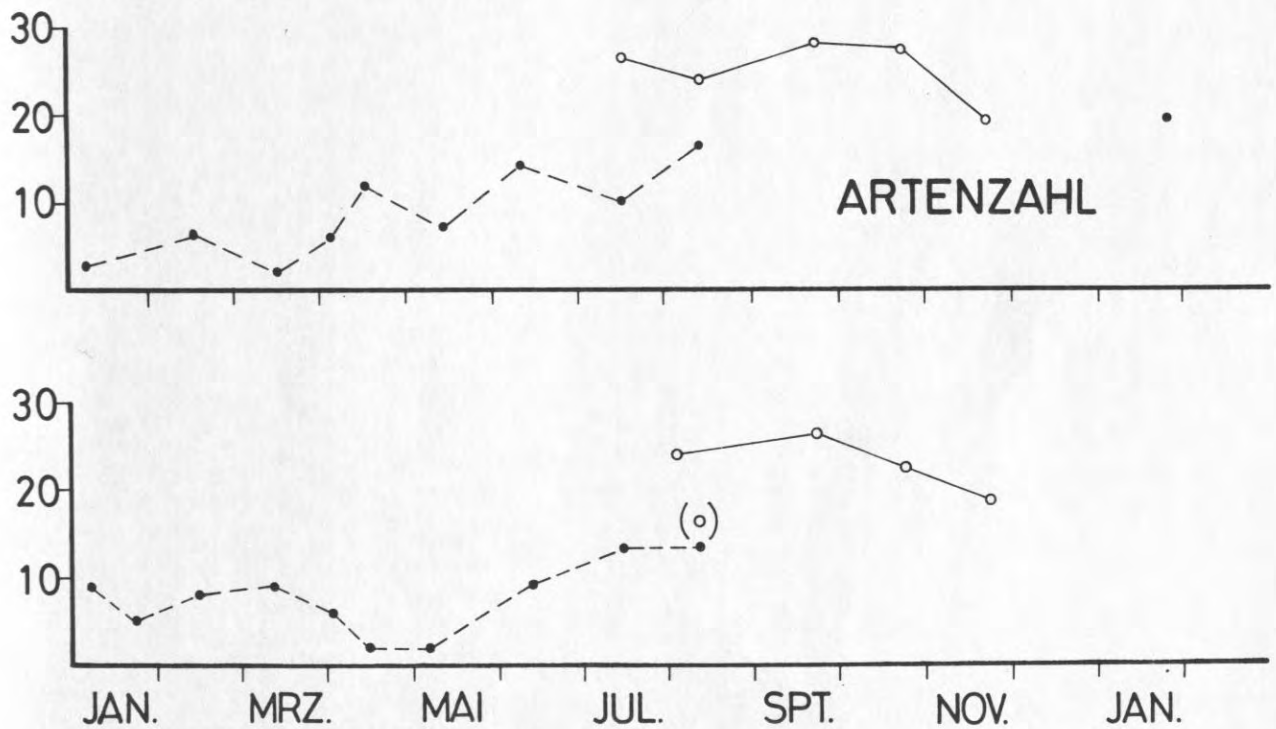


Abb. 34: Jahresverlauf der Artenzahl (B) oben: Randproben, unten: Mittelproben. Volle Kreise: 20 cm^2 -Proben, leere Kreise: 100 cm^2 -Proben

b) W (große Versuchswannen)

Auf den Wannen nimmt die Entwicklung der Artenzahl einen etwas anderen Gang. Hier kommt der Anstieg mehr oder minder kontinuierlich mit einem ersten Höhepunkt im Juli, dem ein Einbruch im August folgt. Danach erscheint wieder ein Höhepunkt im September. Der relativ niedrige Wert im Oktober kann von fleckenhafter Verteilung herrühren, weil im November die Artenzahl wieder auf dem September-Niveau war. Im Dezember wurden in der $1,5 \text{ m}^2$ Gesamtprobe (Herausnahme einer ganzen Wanne) 33 Arten gezählt. Dieser Absolutwert ist mit den $20 - 100 \text{ cm}^2$ -Proben schwer zu vergleichen.

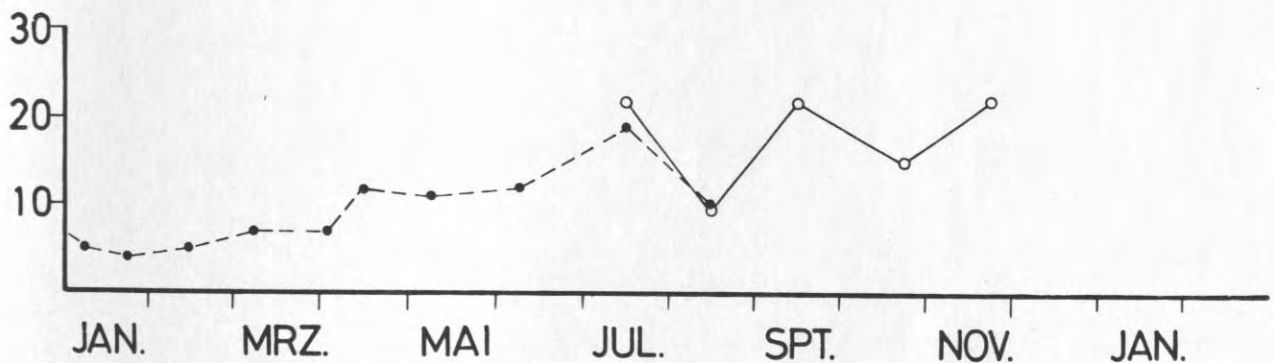


Abb. 35: Jahresverlauf der Artenzahl auf den großen Versuchswannen, Symbole siehe Abb.

c) T (kleine Behälter auf Tischen)

Die Artenzahl-Werte auf den Tischen folgen der allgemeinen Tendenz. Anfangs mäßig hohe Werte, fallen zum April hin ab und steigen im Juni (Rand) bzw. im Juli (Mitte) zu einem ersten Höhepunkt an. Im August ist ein allgemeiner Einbruch und ein weiterer Höhepunkt im September, gefolgt von einem allmählichen Abfall zum Jahresende hin.

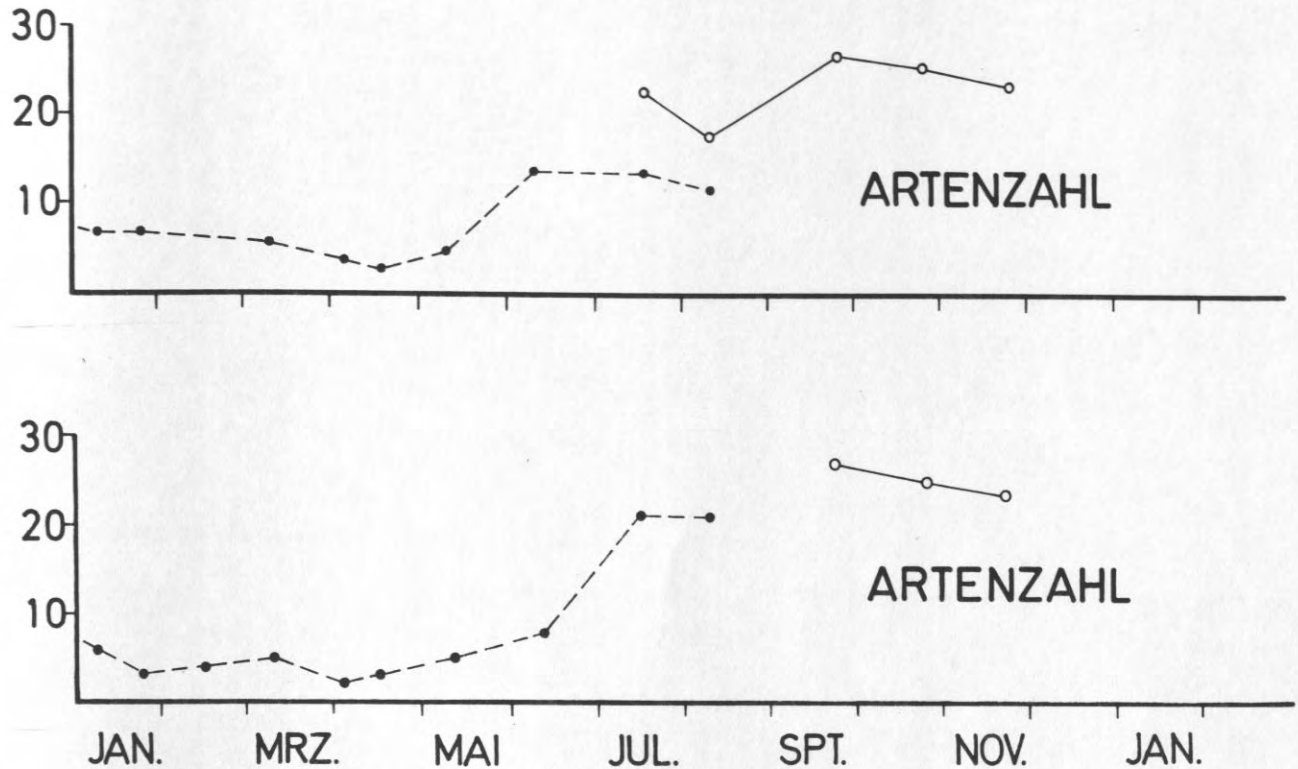


Abb. 36: Jahresverlauf der Artenzahl (T), oben: Rand-Proben, unten: Mittelproben; Symbole siehe Abb. 34

d) S_{19} (Schwebesubstrat 2 m über Grund)

Auf dem untersten Schwebesubstrat nimmt die Artenzahl einen ähnlichen Verlauf wie auf den Tischen. Auch hier liegt der Höhepunkt im September, gefolgt von einem leichten Abfall zum Jahresende hin.

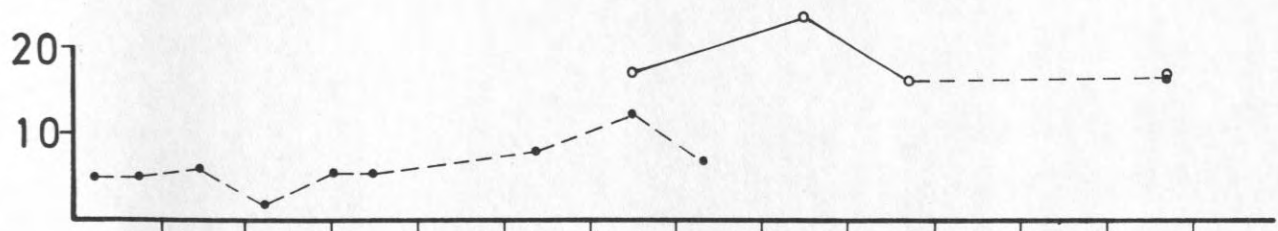


Abb. 37: Jahresverlauf der Artenzahl auf dem untersten Schwebesubstrat, Symbole siehe Abb. 34 (B)

e) S₁₆ (Schwebesubstrat 5 m über Grund)

Da hier die Besiedlung etwas zögernd beginnt, kann erst ab April von einem stetigen Ansteigen der Artenzahl gesprochen werden. Diese kulminiert im September mit 27 Arten und fällt dann zum Jahresende wieder etwas ab.

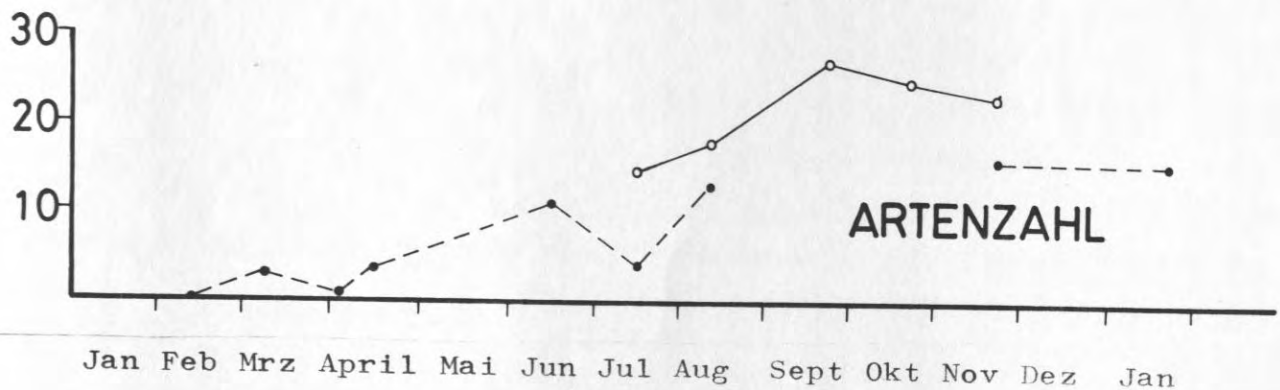


Abb. 38: Jahresverlauf der Artenzahl auf dem obersten Schwebesubstrat, Symbole siehe Abb. 34 (B)

f) U (Referenzproben aus der Umgebung)

Die Artenzahl in der Umgebung (20 cm²-Proben) fluktuiert zu Beginn des Jahres etwas, wohl als Folge der Besiedlung mit neuen Larven. Im April erreicht sie ihren "Höhepunkt" und nimmt zum Ende des Jahres kontinuierlich ab (soweit man das bei der geringen Probenzahl und der kleinen Probenfläche sagen kann).

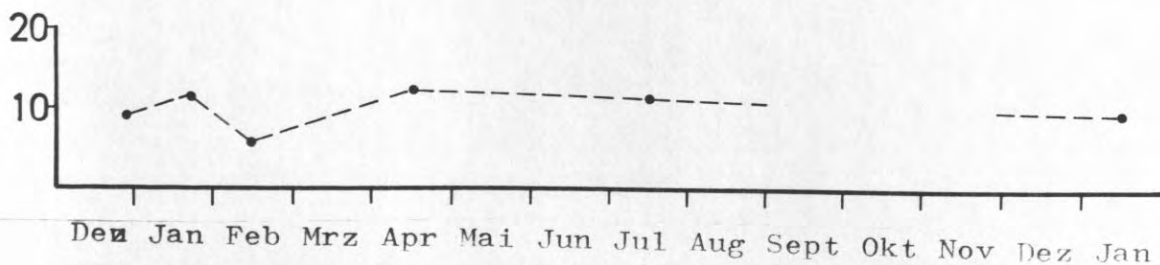


Abb. 39: Jahresgang der Artenzahl in der Umgebung (20 m, 20 cm²-Probe)
Symbole siehe Abb. 34

Die Jahresgänge der Artenzahlen auf den verschiedenen Substraten zeichnen somit folgendes Bild der Entwicklung: Gleich nach der Exposition der organismenfreien Substrate sorgt der auslaufende Herbst/Winter-Larvenfall für eine relativ hohe Artenzahl (5-10), die aber allgemein abfällt auf Werte um und unter 5. Im April kommen erneut Arten hinzu und im Juni/Juli wird durch die vielen Polychaeten ein erster Höhepunkt erreicht, dem ein allgemeiner Rückgang im August folgt. Dieser könnte eine Folge der hohen Mortalität nach dem Siedeln sein; viele Arten schaffen nicht im ersten Anlauf, auf den Substraten Fuß zu fassen. Im September ist das Artenmaximum des ersten Jahres erreicht, dem ein leichter Abfall zum Ende des Jahres hin folgt. In der Gesamtprobe von Dezember (W, $1,5 \text{ m}^2$) wurden 33 Arten gezählt, z.T. aber in so niedrigen Abundanz, daß ein Auftreten in unseren Proben unwahrscheinlich gewesen wäre.

3.3 Dominanz

Im Verlauf einer Neubesiedlung kommt es zu starken Änderungen der Dominanzverhältnisse, die z.T. charakteristisch sind für einzelne Phasen der Sukzession. Dabei ist zum einen die Dominanz von Gruppen (Bivalvier, Polychaeten und Crustaceen) als prozentualer Anteil der Individuenzahlen an der Gesamtindividuenzahl aufschlußreich, als auch die Rangfolge von einzelnen Arten gemäß ihrer Abundanz.

Im Versuch ergab sich für die einzelnen Substrate folgendes Bild:

a) B (kleine Behälter am Boden)

Zu Beginn des Experiments sind nur wenige Molluskenarten vertreten (Abra, Cyprina, Mya). Ab April/Mai sind dann Polychaeten (Polydora) am häufigsten (bis zu 95 % aller Individuen), nehmen aber zum Herbst hin wieder ab. Nur im August und September finden sich nennenswerte Anzahlen von Crustaceen. Sie stellen 5 % der Gesamtindividuenzahl. Zu Ende des Jahres verhalten sich die Anzahlen der Bivalvier zu Polychaeten wie 2 zu 1. Ab August ist Abra alba zahlenmäßig an erster Rangstelle und bleibt auch dort.

B
%

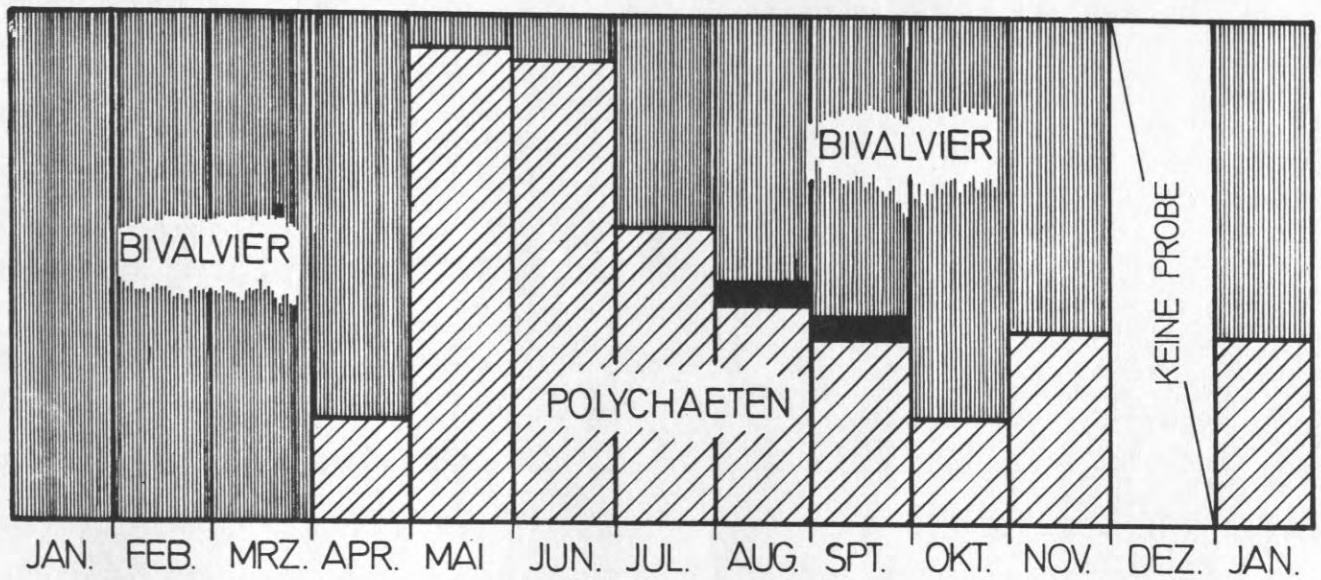


Abb. 40: B (kleine Behälter am Boden)
Prozentualer Anteil der Bivalvier, Polychaeten und
Crustaceen (schwarz) an der Gesamtindividuenzahl
(vergleiche hierzu die Individuenzahlen Abb.25,26)

Tabelle 6: Rangfolge der zehn häufigsten Arten nach ihrer Abundanz
(B) kleine Behälter am Boden

Rang

1	Cyprina	Cyprina	Abra	Abra	Polydora	Polydora	Abra	Abra	Abra	Abra	Abra	Abra	Abra
2	Abra	Abra	Cyprina	Monta- cuta	Cyprina	Abra	Abra	Polydora	Polydora	Polydora	Nephtys	Cyprina	Cyprina
3	Mya	Aloidis	Aloidis	Cyprina	Eteone	Cyprina	Mytilus	Mytilus	Monta- cuta	Monta- cuta	Cyprina	Monta- cuta	Pholoe
4		Mytilus	Monta- cuta	"D"Larve	Abra	Scolo- plos	Pectina- ria	Pectina- ria	Mytilus	Aloidis	Monta- cuta	Harmo- thoe	Phyllo- dociden
5			Mytilus	Polydora	Nephtys	Cardium	Scolo- plos	Dias- tylis	Anai- tylis	Phaxas	Aloidis	Eteone	Monta- cuta
6				Nephtys	Disoma	Macoma	Nephtys	Monta- cuta	Dias- tylis	Anai- tylis	Phaxas	Anai- tylis	Nephtys
7				Pectina- ria	Harmo- thoe	Mytilus	Harmo- thoe	Nephtys	Aloidis	Cardium	Muscu- lus	Eteone	Cardium
8				Aloidis		Eteone	Monta- cuta	Scolo- phos	Nephtys	Mytilus	Harmo- thoe	Pherusa	Mya
9						Disoma	Cyprina	Eteone	Ophiura	Pholoe	Nephtys	Ophiura	Pherusa
10						Anai- tylis	Eteone	Anai- tylis	Disoma	Opisto- br.	"D"Larve	Aloidis	Pholoe
	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.

b) W (große Versuchswannen)

Hier sind von Beginn Polychaeten (meist Polydora) mit 40 % der Gesamtindividuenzahlen vertreten. Der Anstieg zur Polychaetendominanz erfolgt im Gegensatz zu dem auf anderen Substraten allmählich. Dominierende Muschel in der frühen Phase ist Cyprina neben Abra und Mya. Ab Juli geht auch auf den Wannen Abra alba in zahlenmäßig dominante Position. Der Polychaetenanteil reduziert sich gegen Ende des Jahres stark, so daß die Bivalvier in der Überzahl bleiben.

W

%

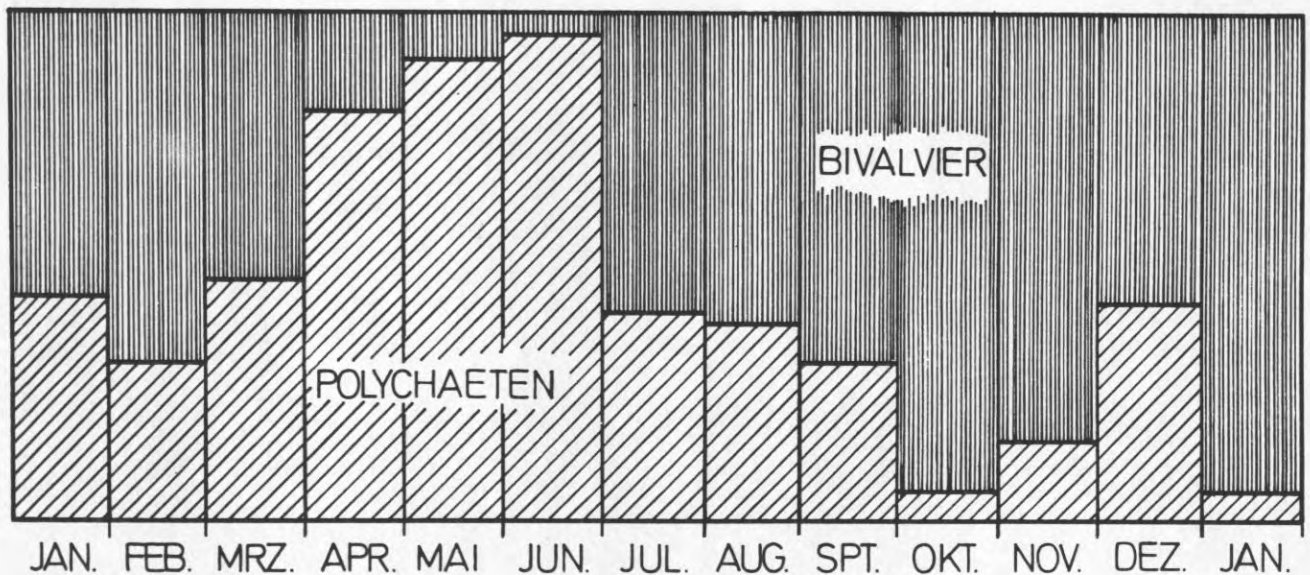


Abb. 41: W (Große Versuchswannen)
Prozentualer Anteil der Bivalvier und Polychaeten
an der Gesamtindividuenzahl (vergleiche hierzu die
Individuenzahlen Abb. 27)

Auch auf den Tischen sind Polychaeten und Bivalvier von Anfang an vertreten; ihr Anteil schwankt aber bei insgesamt niedrigen Individuenzahlen sehr stark. Ab April führen die Polychaeten mit Polydora zahlenmäßig. Im Mai sind mehr als 90 % aller Individuen Polydora. Im Juli geht diese Art schlagartig zurück und bleibt auf etwa 30 %. Im Januar 1977 dominierten die Mollusken sehr stark mit Cyprina wie schon im Januar 1976. Nach dem starken Polydorabefall führt Mytilus vorübergehend, gefolgt von Abra alba- Erst im September kann diese sich durchsetzen, gefolgt von Montacuta. Auf den ersten Rangplätzen (meist auf Rang 3) ist Cardium fasciatum zu finden.

T
%

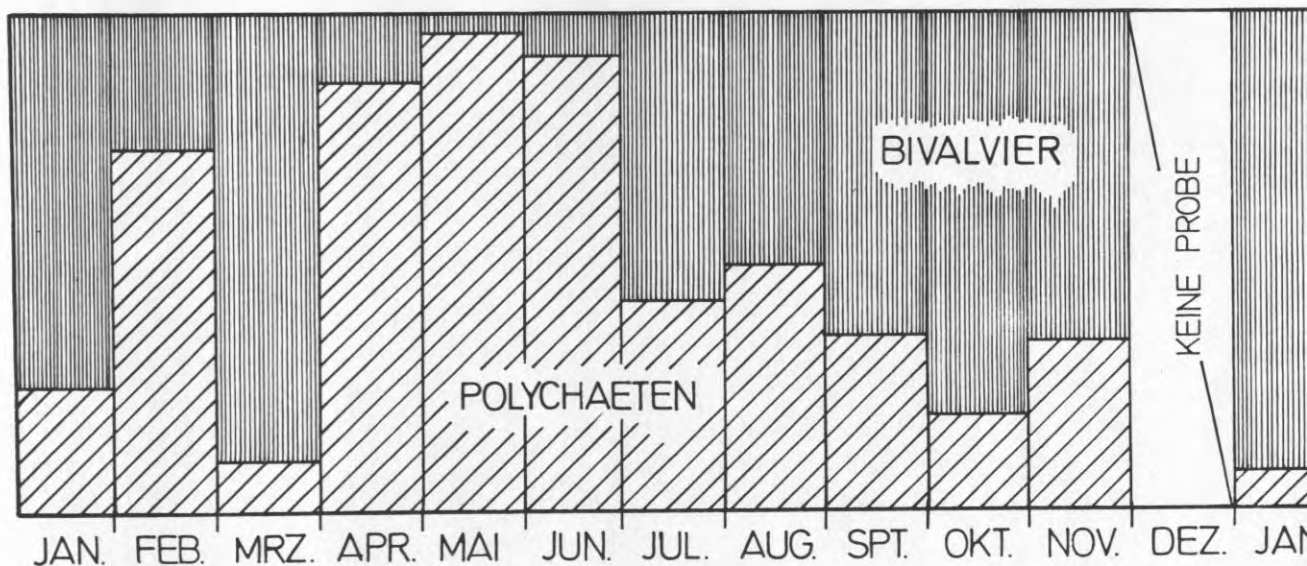


Abb. 42: T (kleine Behälter auf Tischen)
Prozentualer Anteil der Bivalvier und Polychaeten
an der Gesamtindividuenzahl (vergleiche hierzu die
Individuenzahlen Abb. 29,30)

10000 μ !

Jan.

d) S₁₉ (Schwebesubstrat 2 m über Grund)

Hier sind zu Beginn des Experiments ähnlich wie auf den Tischen sehr wenige Individuen vorhanden. Da im Mai keine Proben vorliegen, kann der Beginn des Polydorabefalls und damit das Eintreten einer extremen Polychaetendominanz nicht genau zeitlich festgelegt werden. Er liegt aber nach Tauchbeobachtungen zeitgleich mit den anderen Substraten. Im Juni ist noch starke Dominanz von Polydora zu beobachten, die dann langsam von Mytilus und Saxicava abgelöst wird. Im Spätherbst stellen die Mollusken über 90 % der Individuen. Im Januar dagegen kommt noch einmal Polydora auf den ersten Rang, kann sich aber dort nicht lange halten.

S₁₉
%

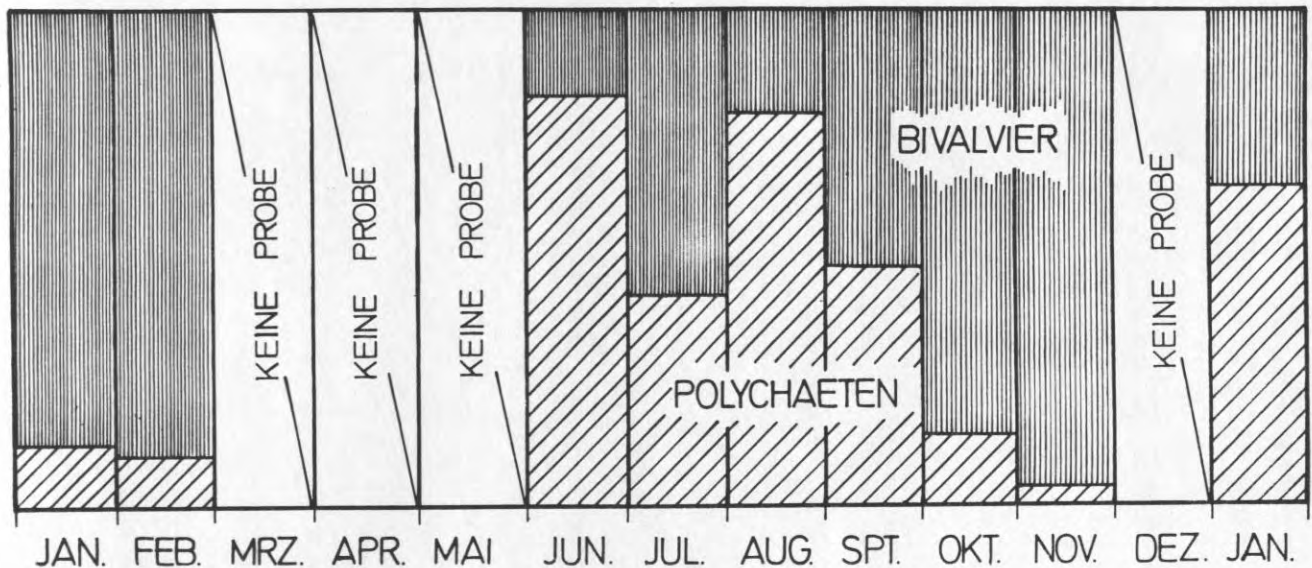


Abb. 43 : S₁₉ (Schwebesubstrat 2 m über Grund)
Prozentualer Anteil der Bivalvier und Polychaeten
an der Gesamtindividuenzahl (vergleiche hierzu die
Individuenzahlen Abb. 31)

Tabelle 9 : Rangfolge der zehn häufigsten Arten nach ihrer Abundanz
Schwebesubstrat S₁₉ (2 m über Grund)

Rang	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.
1	Cardium Mya	Mya	Polydora Polydora Polydora Polydora	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Pherusa
2	Mya	Cyprina	Polydora	Saxica- va	Mytilus	Mytilus	Mytilus	Mytilus	Mytilus	Mytilus	Mytilus	Mytilus	Saxica- va
3	Cyprina	Cardium	Nephtys	Macoma	Saxica- va	Spisula	Spisula	Spisula	Spisula	Mytilus	Nereis	Cardium	Polydora
4	Zirphaea	Polydora		Spisula	Spisula	Saxica- ra	Eteone	Eteone	Eteone	Cardium	Cyprina		Abra
5	Mya	Mytilus		Mytilus	Cardium	Eteone	Saxica- va	Saxica- va	Saxica- va	Muscu- lus	Mytilus		Anai- tides
6	Zirphaea			Abra	Pectina- ria	Abra	Abra	Abra	Anai- tides	Eteone	Saxica- va		Nereis
7				Pholoe	Mya	Mya	Mya	Mya	Abra	Pherusa	Musculus		Harmo- thoe
8					Abra				Musculus	Spisula	Crusta- cea		Eteone
9					Harmo- thoe				Pectina- ria	Poly- dora	Poly- dora		Cardium
10					Pholoe				Mya/ Cardium	Mytilus	Mya		Pholoe

e) S₁₆ (Schwebesubstrat 5 m über Grund)

Auf dem bodenfernsten Schwebesubstrat findet sich bis Mai keine Fauna. Im Mai wurde nicht gesammelt, nach Tauchbeobachtungen lag hier der Beginn der Polydora-Besiedlung. Der Anteil von Polydora geht ab Juli drastisch zurück und die Mollusken dringen in dominante Positionen. Dabei besetzen zuerst Mytilus, dann Montacuta den ersten Rang. Saxicava pendelt zwischen dem 2. und 4. Rang. Abra kann hier ihre Position nicht wie auf den bodennahen Substraten ausbauen, liegt aber immer auf einem der oberen Rangplätze.

S₁₆
%

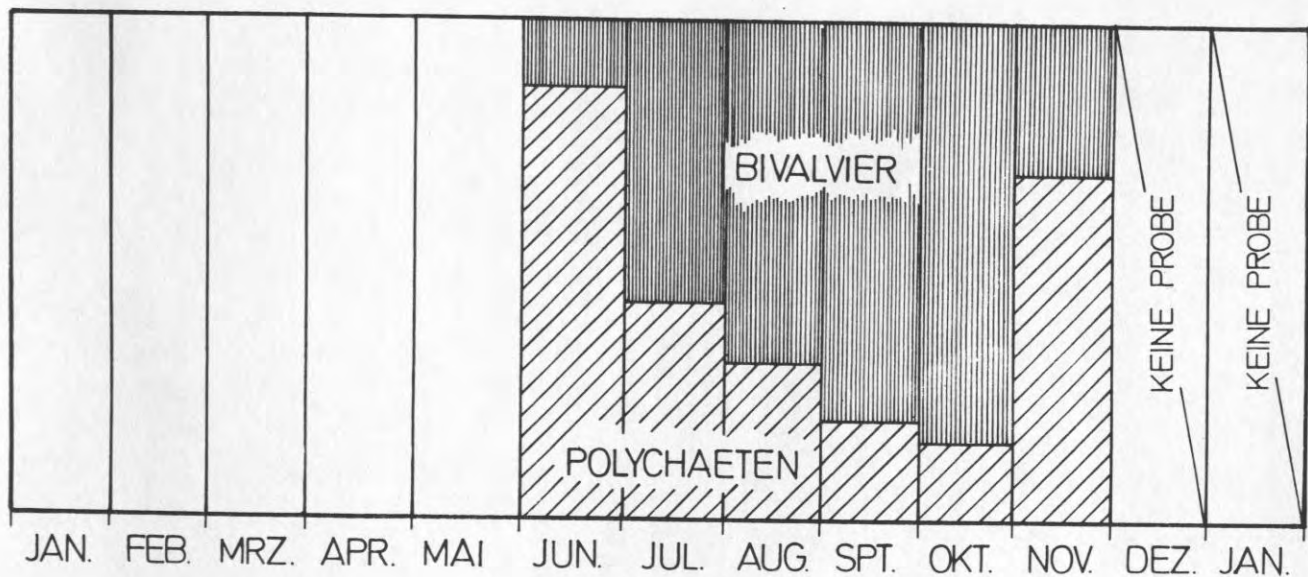


Abb. 44: S₁₆ (Schwebesubstrat 5 m über Grund)
Prozentualer Anteil der Bivalvier und Polychaeten
an der Gesamtindividuenzahl (vergleiche hierzu die
Individuenzahl Abb. 32)

Tabelle 10: Rangfolge der zehn häufigsten Arten nach ihrer Abundanz
Schwebesubstrat S₁₆ (5 m über Grund)

Rang	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.
1	Cyprina						Polydora	Mytilus	Mytilus	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta	Monta- cuta
2	Polydora						Saxica- va	Polydora	Polydora	Abra	Abra	Saxica- va	Saxica- va
3	Scolo- plos						Abra	Saxica- va	Saxica- va	Mytilus	Abra	Abra	Abra
4	Harmo- thoe						Mytilus	Abra	Polydora	Saxica- va	Musculus	Cardium	Cardium
5							Macoma	Asterias	Eteone	Musculus	Polydora	Polydora	Mya
6							Pholoe	Crustea	Monta- cuta	Mytilus	Pherusa	Pherusa	Pholoe
7							Cardium	Pectina- ria	Pectina- ria	Pholoe	Cardium	Cardium	Aloidis
8							Eteone	Harmo- thoe	Mya	Pectina- ria	Mytilus	Mytilus	Pherusa
9							Harmo- thoe	Cyprina	Nereis	Cardium	Crusta- cea	Cyprina	Mytilus
10							Anai- tides	Disoma	Cardium	Eteone	Aloidis	Eteone	Cyprina

Verantwortlich für das starke Heraustreten einzelner Arten und dem damit verbundenen Wechsel der Rangplätze ist die methodisch bedingte (125 μ -Siebproben) frühzeitige Erfassung der kleinen Jugendformen neusiedelnder Arten in unserer Untersuchung. Während bei herkömmlichen 1 mm-Siebproben nur die Makrofauna erfaßt wird, die schon weitgehend stabilisiert ist, was die anfängliche Mortalität angeht, spiegeln sich in unseren 125 μ -Siebproben die Neuankömmlinge quantitativ wider, die - obwohl sie z.T. in sehr hohen Dichten kommen - nicht immer erfolgreich siedeln. Dominanz bedeutet daher in unserer Untersuchung nicht immer, daß die dominante Art im Verteilungsbild optisch stark hervortritt oder auf die anderen Arten eine beherrschende Rolle spielt.

Um dies zu illustrieren, wurde so getan, als ob die Proben über ein 1 mm-Sieb gewaschen worden wären und die Dominanzverhältnisse auf den großen Versuchswannen auch diesem Niveau dargestellt. D.h., die Mollusken wurden erst mit 1,4 mm berücksichtigt, die Polychaeten mit einer Länge ab 1 mm. Erst im Juni kann mit der Darstellung begonnen werden; vorher gehören die Jugendstadien der Makrofauna zur temporären Meiofauna.

In dieser Darstellung bleiben die dominanten Positionen von Polydora und (nachfolgend) Abra alba erhalten. Während aber bei 125 μ die Muschelbrut dominiert, sind es bei 1 000 μ die Polychaeten. Die Abfolge der Rangplätze ist in dieser Darstellung völlig verschieden von der vorigen. Man kann aber im folgenden Jahr beobachten, daß die ersten zehn Rangplätze zwar noch untereinander wechseln, aber immer die gleichen Arten enthalten. Dieser Zustand wäre mit 125 μ Proben nicht zu erfassen; hier wird die zahlenmäßige Stabilität der Dominanzverhältnisse bei Makrofaunaproben (1 mm-Sieb) durch die ungeheuren Verschiebungen bei einzelnen Besiedlungsschüben durcheinander gebracht. Daraus folgt, daß bei Makrofaunaproben nur eine Betrachtung der Biomassedominanz die Realität spiegelt, da in diesem Falle die Muschelbrut mit 1 - 2 % an der Gesamtbiomasse zu vernachlässigen ist. Zahlenmäßige Dominanz bei 1 000 μ -Proben beschreibt immer nur einen Ausschnitt der wirklich vorhandenen Fauna.

Vergleichend betrachtet ergibt sich folgendes Bild der Dominanzverhältnisse: der Beginn der Besiedlung ist auf allen Substraten gekennzeichnet durch niedrige Gesamtindividuenzahlen. In dieser Phase ist die jeweilige Dominanz stark vom zufälligen Larvenangebot abhängig. Im allgemeinen überwiegen jedoch die Mollusken. Im Zeitraum April - Juni dominiert Polydora sehr stark, fällt dann aber rasch wieder zurück und die Mollusken überwiegen von neuem, aber mit wesentlich höheren Individuenzahlen und mehr Arten. Während auf den bodennahen Substraten Abra alba den ersten Rang einnimmt, ist dieser auf den Schwebesubstraten von Mytilus und Montacuta in der Reihenfolge ihres Auftretens belegt. Biomassemäßig dominiert Saxicava auf den Schwebesubstraten.

3.3.5 Similarität

Um Unterschiede in der Entwicklung auf den verschiedenen Substraten zu verschiedenen Zeiten herauszufinden, wurde die Fauna auf ihre Ähnlichkeit untersucht. Ein Maß für die Ähnlichkeit von Benthosproben ist der "index of affinity" von SANDERS (1960). Hierfür wird der prozentuale Anteil der Individuen pro Art an der Gesamtindividuenzahl in zwei Proben verglichen und der jeweils kleinere Wert aufsummiert, um so zu einem Maß für die Übereinstimmung zu gelangen. Die so gewonnenen Werte werden zur besseren Anschauung in Dendrogrammen dargestellt. Die einzelnen Ähnlichkeitswerte können den darunter liegenden Kombinationsquadraten entnommen werden.

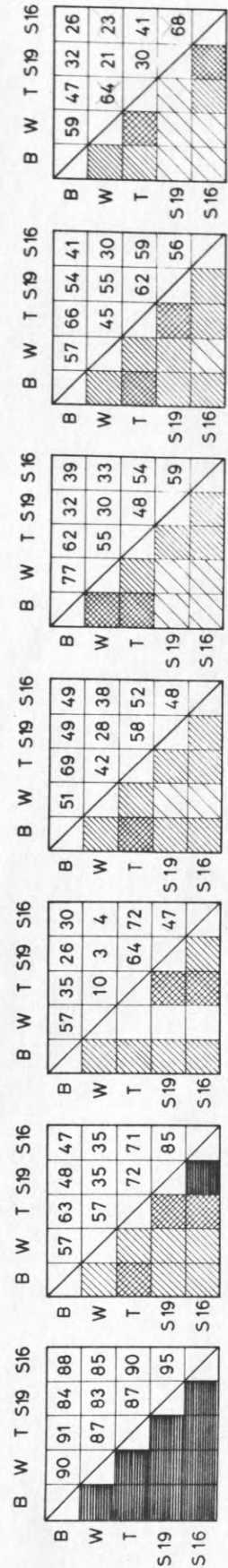
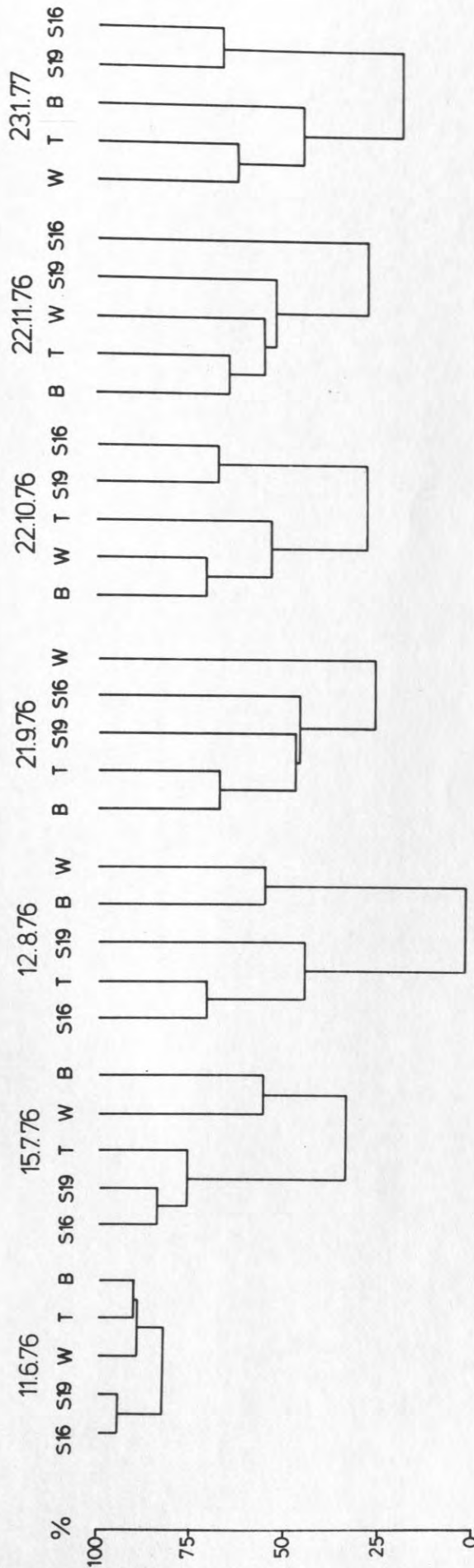
Im Juni ist die Fauna aller Substrate wegen der großen Dominanz von Polydora noch sehr ähnlich. Es deutet sich jedoch schon eine Gruppierung nach bodennahen und bodenfernen Substraten an. Im Juli nehmen die Unterschiede zu. Hier haben beide Schwebesubstrate und die Behälter auf den Tischen eine relativ hohe Similarität in der Fauna. Außerdem sind auch die Proben aus den Behältern am Boden und den Wannen noch zu 57 % übereinstimmend. Zwischen beiden Gruppen besteht aber nur eine relativ geringe Übereinstimmung. Diese geht im August auf 3 % zurück, d.h. zwischen bodennahen und bodenfernen Substraten besteht praktisch keine Ähnlichkeit mehr in der Fauna. Im September wandelt sich das Bild. Alle Substrate außer den großen Wannen sind sich zu etwa 50 % ähnlich. Ab Oktober bilden sich dann zwei Gruppierungen heraus.

Die bodennahen Substrate (E,W,T) bilden eine Einheit mit relativ ähnlicher Besiedlung. Abgesetzt davon erscheinen die Schwebesubstrate, deren Fauna zu 68 % übereinstimmt, mit der anderen Gruppe aber nur noch etwa 20 % Ähnlichkeit aufweist. In der Gruppe der bodennahen Substrate sind die kleinen Behälter am Boden etwas abgesetzt. Hier mag der direkte Bodeneinfluß über Räuber und Strömungseinwirkung (es ist die Zeit der höchsten Stromgeschwindigkeiten) eine Rolle gespielt haben.

Legende Abb.45a) Dendrogramme der Ähnlichkeitswerte im Prozent

Abb.45b) Prozentuale Ähnlichkeit (Übereinstimmung) der
Fauna zwischen Paaren der 5 verschiedenen
Versuchssubstrate

SIMILARITY



SIMILARITY (%) 0-20 20-40 40-60 60-80 80-100

3.3.6 Diversität

Das einfachste Diversitätsmaß ist die Artenzahl (KREBS, 1972). Doch um der unterschiedlichen Individuenzahl pro einzelner Art gerecht zu werden, wurde eine Vielzahl von derartigen Indizes entwickelt, von denen hier nur zwei ausgewählt wurden.

3.3.6.1 Artenreichtum nach MARGALEFF (1958)

Der Artenreichtum (species richness) - nicht zu verwechseln mit der reinen Artenzahl - drückt die Artenvielfalt unabhängig vom Probenumfang aus. MARGALEFF hat hier den "Diversitätsindex d" vorgeschlagen, den BOESCH (1972) als den Quotienten

$$d = \frac{AZ - 1}{\ln IZ}$$

AZ = Artenzahl

IZ = Individuenzahl

neu formuliert hat. Zwischen der Artenzahl und der Individuenzahl eines bestimmten Biotops herrscht eine hochsignifikante Korrelation, wie ARNTZ et al. (1976) für das Benthos in der Kieler Bucht erstellten. Das Artenreichtum ändert sich nur mit der Jahreszeit. In unserem Versuch ähnelt der Verlauf der Artenreichtumskurve deutlich der Artenzahlkurve, wie die nachfolgenden Abbildungen belegen. Dabei kommt schon in der zweiten Hälfte des Jahres ein deutlicher saisonaler Einfluß zum Tragen.

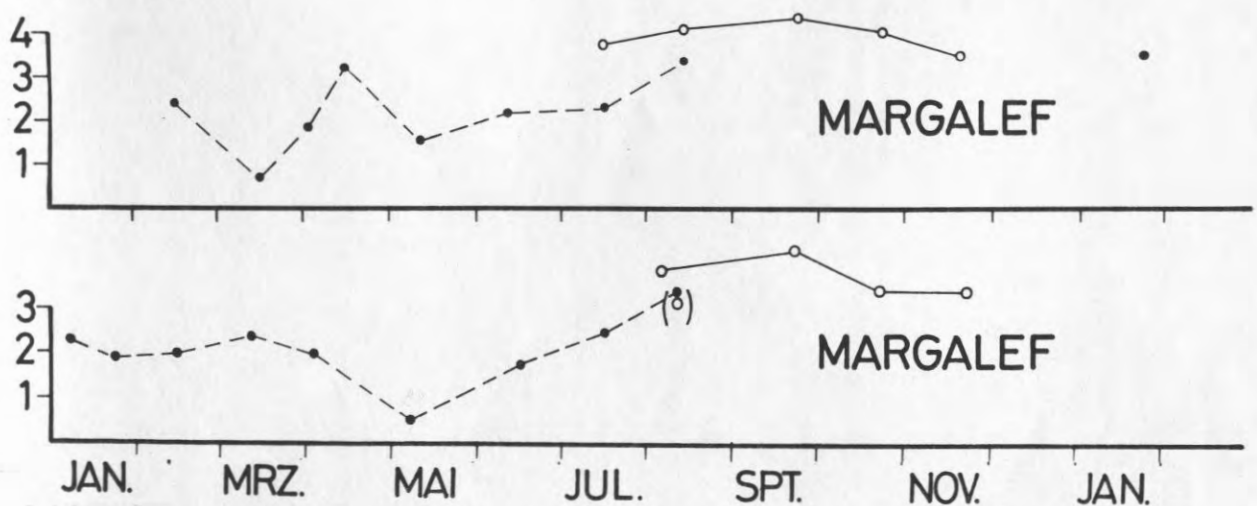


Abb. 46a,b: Artenreichtum nach MARGALEFF, kleine Behälter am Boden, a) B Rand, b) B Mitte

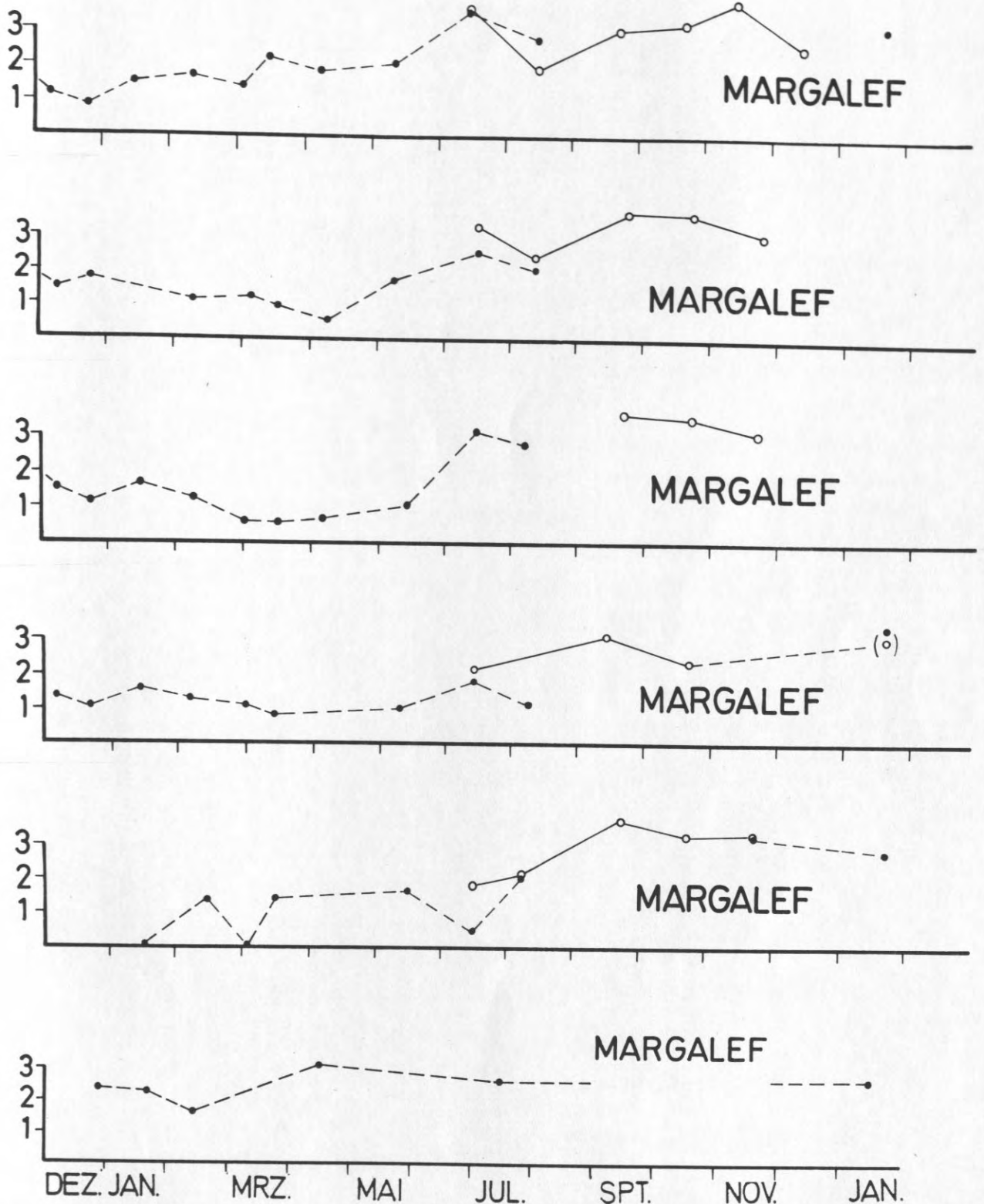


Abb. 46c-h: Artenreichtum nach MARGALEFF, c) große Versuchswannen (W), d) kleine Versuchsbehälter auf Tischen (T Rand), e) T Mitte, f) 19m-Schwebesubstrat S₁₉ g) 16m-Schwebesubstrat S₁₆, h) Referenzprobe aus der Umgebung.

Symbole siehe Abb. 34

3.3.6.2 Diversität H' nach SHANNON & WIENER

Der gebräuchlichste Diversitätsindex in Benthosuntersuchungen ist der nach SHANNON & WIENER (publiziert in SHANNON & WEAVER, 1963). Berechnet wird er anhand der Formel

$$H' = - \sum \frac{N_i}{I_Z} \cdot \ln \frac{N_i}{I_Z},$$

wobei N_i die Individuenzahl der i -ten Art ist und I_Z die Gesamtindividuenzahl. Basierend auf der Informationstheorie vereinigt er a) die Artenzahl bzw. den Artenreichtum und b) die Äquität oder Gleichmäßigkeit der Verteilung der Individuen auf die einzelnen Arten. Im einzelnen ist der Verlauf der Diversität H' wie folgt:

Der Jahresgang der Diversität ist geteilt in einen Abschnitt vor dem Polydorabefall im Mai/Juni und einen Abschnitt danach. Die Diversität beginnt mit moderaten Werten um 1,5 und fluktuiert dann zusammen mit der Artenzahl und sinkt zum Mai/Juni auf ihre tiefsten Werte ab. Danach folgt ein rascher Anstieg auf das vorige Niveau, teils noch darüber mit einem Kulminationspunkt im September ($\sim 2,3$) und ein leichter - saisonaler - Abfall zum Jahresende hin. Fluktuationen der Artenzahl bilden sich auch in der zweiten Jahreshälfte insbesondere auf den Wannen und Tischen ab, wo der Artenzahlabfall im August auch in der Diversität deutlich wird.

Die Fauna der Schwebesubstrate zeigt wegen ihrer andersartigen Entwicklung auch einen unterschiedlichen Verlauf der Diversität. Der Tiefpunkt im Juni ist insbesondere auf S_{16} schwach ausgeprägt, gefolgt von einem stetigen Anstieg zum Jahresende hin (die abfallenden Werte bei S_{16} beruhen auf kleinen, nicht mehr repräsentativen Proben.)

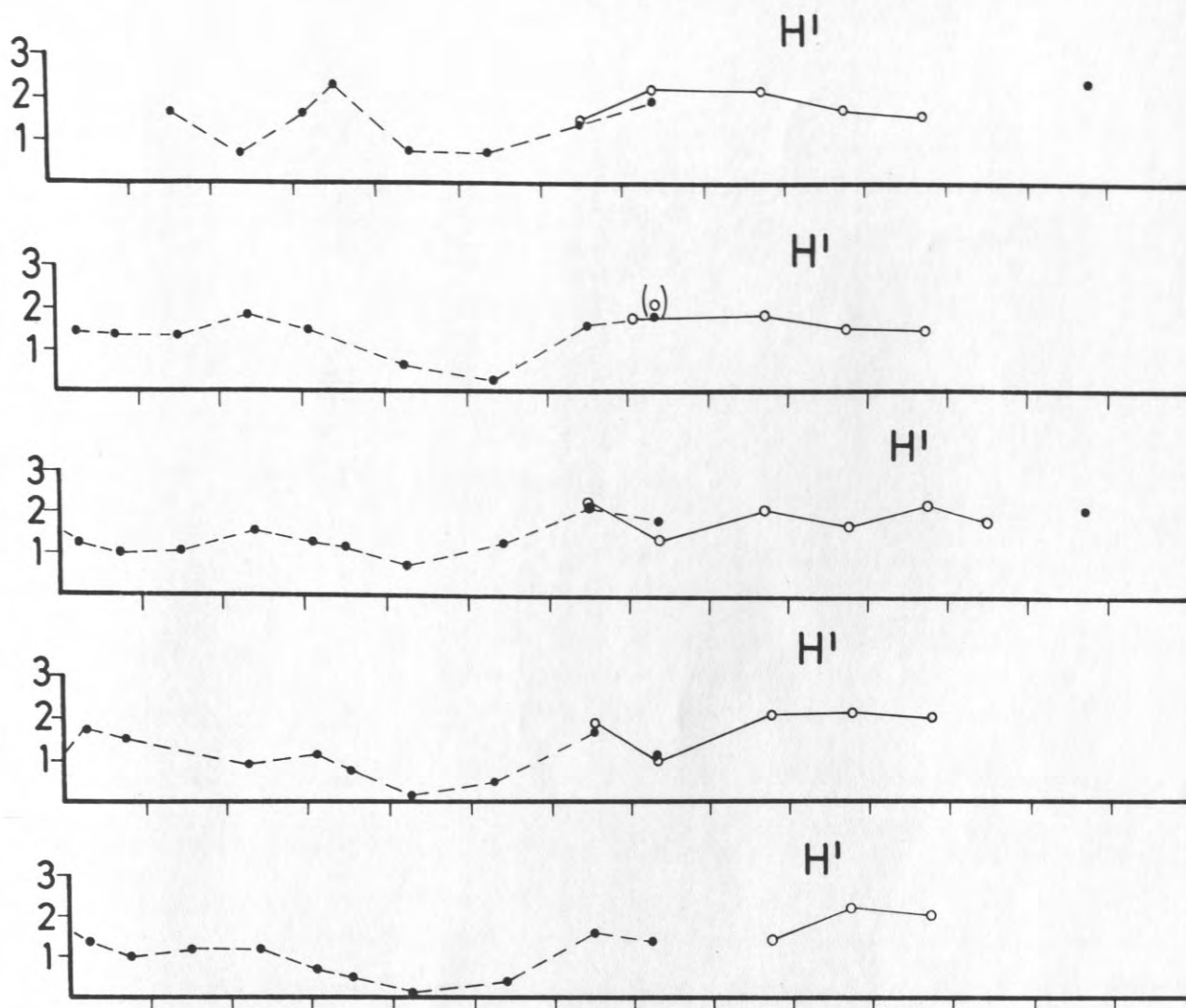


Abb. 47: Diversität H' auf den bodennahen Substraten

a) B_{Rand} , b) B_{Mitte} (kleine Behälter am Boden,

c) W (große Versuchswannen), d) T_{Rand} , e) T_{Mitte} (kleine Behälter aus Tischen); Symbole siehe Abb.

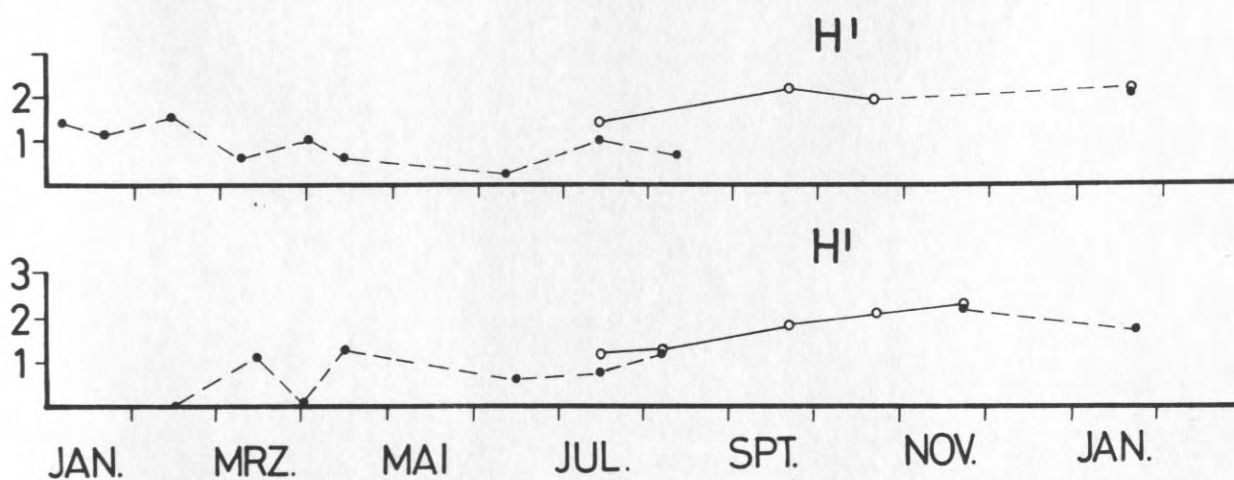


Abb. 48: Diversität H' auf den bodenfernen Substraten

a) Schwebesubstrat S_{19} , 2 m über Grund, b) Schwebesubstrat S_{16} , 5 m über Grund, Symbole siehe Abb.

c) Referenzproben aus der Umgebung (U)

In der Umgebung beginnt die Diversität auch bei Werten um 1,5, steigt zum April an und fällt dann stetig zum Jahresende ab. Wie auch bei den anderen Parametern ist der Verlauf sehr gleichförmig.

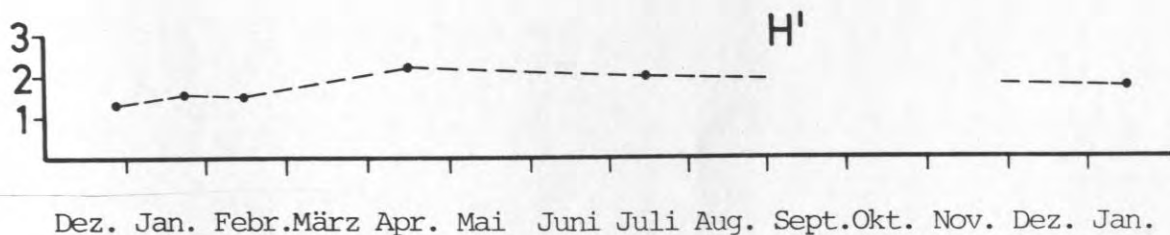


Abb. 49: Diversität H' in der Umgebung (Referenzprobe, 20 cm^2)

3.3.7 Äquität (evenness)

Die Äquität ist ein Maß für die Ausgeglichenheit der Fauna. Sie erreicht ihren höchsten Wert, wenn alle Arten mit der gleichen Individuenzahl vertreten sind.

Hier wurde ein neuformulierter Index nach HEIP (1974) verwendet, der insbesondere in den Extrembereichen ein besseres statistisches Verhalten, gemessen an der Natur, zeigt. Er wird berechnet nach der Gleichung

$$\text{evenness} = \frac{e^{H'} - 1}{AZ - 1}$$

$H' = \text{Diversität } H'$
 $AZ = \text{Artenzahl}$

Sein Maximalwert ist 1, wenn $H' = \ln AZ$, d.h., wenn praktisch keine Dominanz einer bestimmten Art besteht.

Im Gegensatz zu den anderen abgeleiteten Parametern zeichnet die Äquität ein aufschlußreiches Bild von der Gemeinschaftsentwicklung. Auch hier fällt wiederum eine Teilung des Jahreslaufes im Mai/Juni ins Auge. Zu Beginn des Jahres herrschen

hohe evenness Werte über 0,5 vor. Sie fluktuieren stark und erreichen teilweise den Maximalwert 1. Dann folgt ein rapider Abfall zur Zeit der Polydoradominanz und ein stetiger Anstieg zum Jahresende hin, der sich auch noch im nachfolgenden Jahr (1977) fortsetzt. Der leichte Rückgang auf einigen Substraten ist Ausdruck der Neubesiedlung durch einige Arten im Spätherbst.

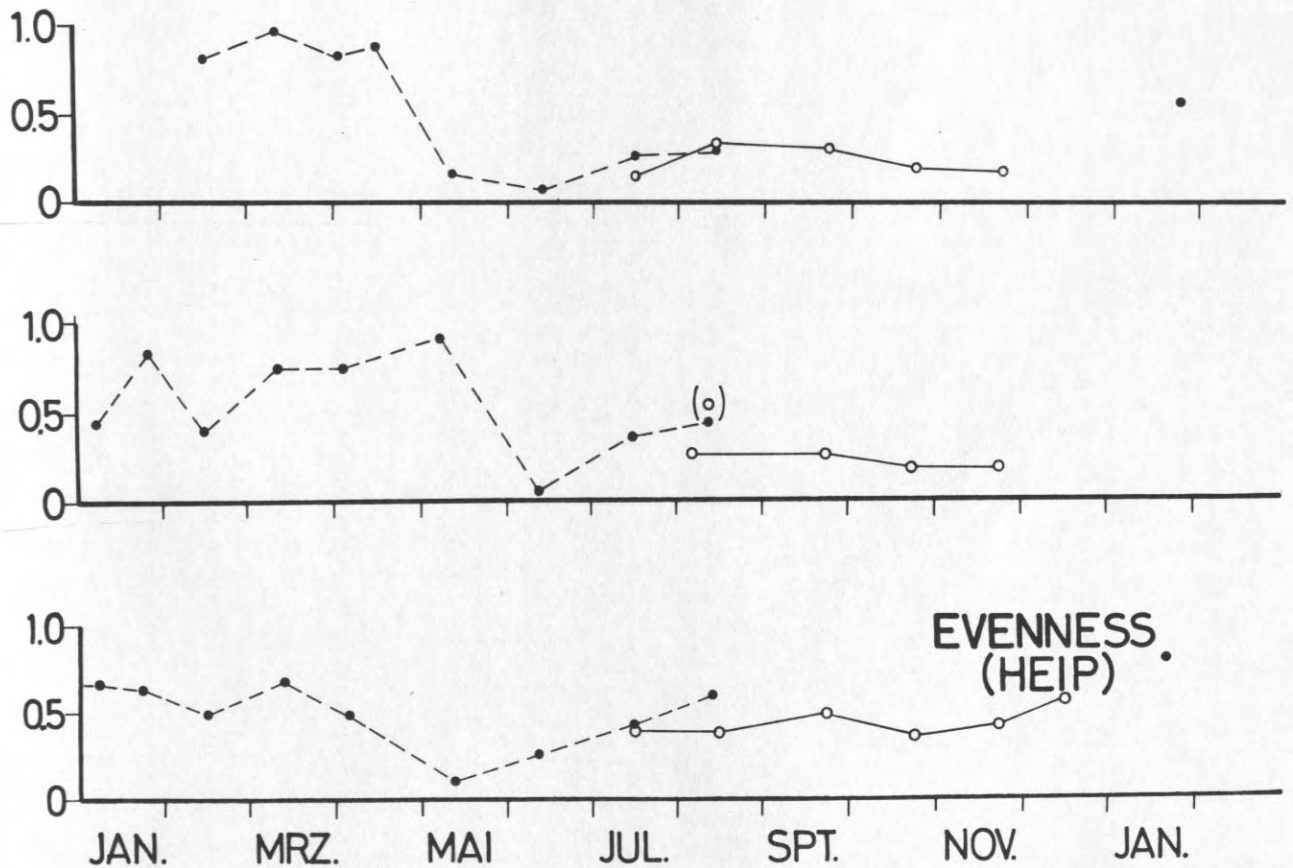


Abb. 50: Äquität nach HEIP (1974), a) E_{Rand} , b) E_{Mitte} (kleine Behälter am Boden, c) W_{ϕ} (große Versuchswannen)
Symbole siehe Abb. 34

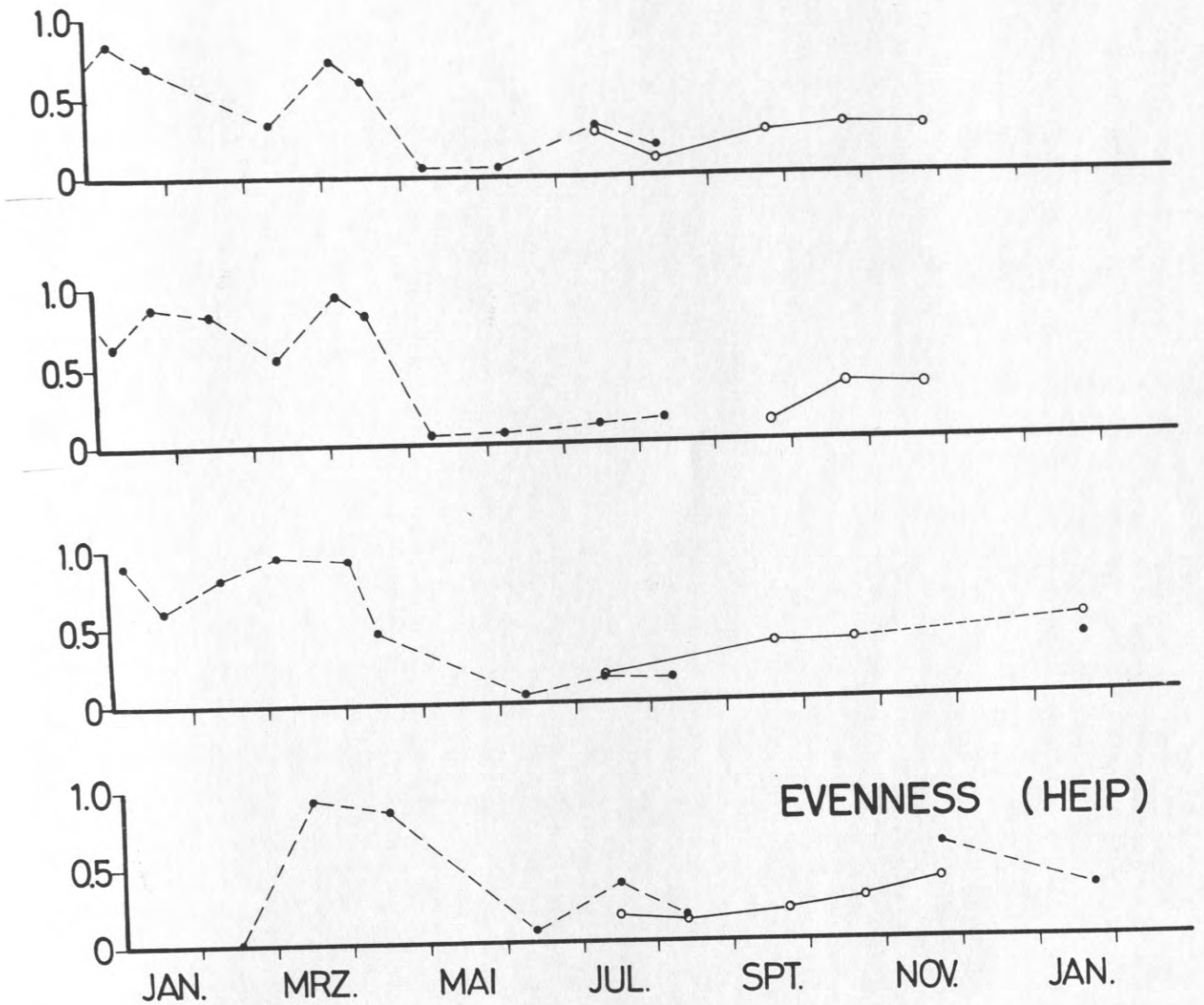


Abb. 51 : Äquität nach HEIP (1974), a) T_{Rand} , b) T_{Mitte} (kleine Behälter auf Tischen), S_{19} Schwebesubstrat, 2 m über Grund, d) S_{16} Schwebesubstrat, 5 m über Grund), Symbole siehe Abb. 34

In den Referenzproben aus der Umgebung beginnt die evenness mit 0,4, steigt im Februar auf 0,8, um dann allmählich zum Jahresende hin abzufallen.

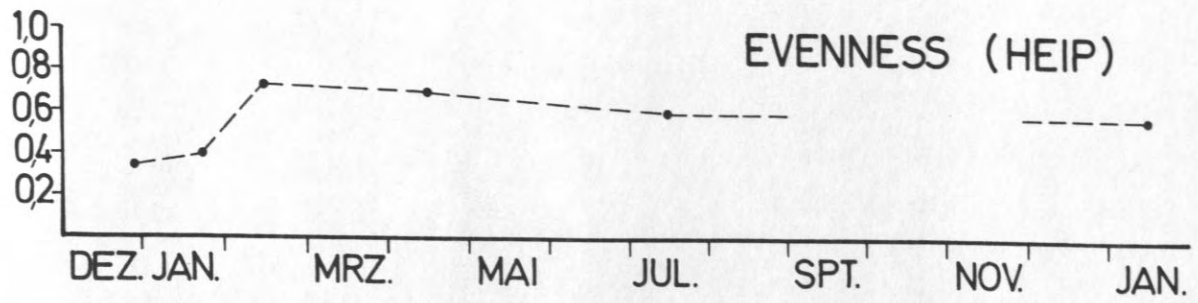


Abb. 52 : Aquität nach HEIP (1974) in der Umgebung,
Referenzprobe, 20 cm²)

3.5 Einzelbetrachtung der Arten

In diesem Kapitel werden die einzelnen Arten im Hinblick auf ihre Larvenbefallzeiten und -dichte, ihr Längenwachstum und ihre Längenhäufigkeit im ersten Jahr beschrieben. Nach Möglichkeit wird auch der Habitus der frischgesiedelten Larven mit Abbildungen und charakteristischen Maßen geschildert. Dies ist bei den Mollusken vollständig, bei den Polychaeten nur teilweise erreicht. Die Reihenfolge der Arten folgt der gängigen taxonomischen Einteilung (HARTMANN, 1971; ZIEGELMEIER, 1970).

3.5.1 Allgemeine Vorbemerkungen zur Bestimmung der Bivalvier

Die Bestimmung der frischgesiedelten Bivalvier erfolgt generell anhand der Form der Larvenschale. In einigen Fällen können Strukturen derselben wie Schloß, Textur, Farbe zur Bestimmung hinzugezogen werden, bei wenigen Arten auch interne Strukturen wie Ligament, Augenfleck und Mantelrand bei der Bestimmung. Weitere Hilfe ist die Kenntnis der Größenbereiche von Prodissoconcha I und Prodissoconcha II (s.u.). Die Terminologie folgt WERNER (1939) und REES (1950), die sich mit der Klassifikation von Lamellibranchier-Larven aus dem Plankton der Nordsee befaßten.

Zum besseren Verständnis muß man sich die Entwicklungstypen der marinen Bivalvier - soweit sie unsere Probleme betreffen - gegenwärtigen. Nach THORSON (1946) und OCKELMANN (1962) gibt es drei verschiedene Typen der Larvalentwicklung von Bivalviern: die planktotrophe, eine lecithotrophe und die direkte Entwicklung ohne ein pelagisches Larvenstadium. Die planktotrophe Entwicklung trifft für die meisten unserer Arten zu. Kleine Eier werden ins Wasser abgegeben und entwickeln sich nach der Befruchtung durch ein Trochophora-Stadium zur typischen Veliger-Larve. In diesem Stadium ist auch die erste Schale, die Prodissoconcha I, die von einer speziellen Schalendrüse gebildet wird, schon entwickelt. Die Veliger ernähren sich von Phytoplankton und wachsen zur Veliconcha heran. Zugleich wird die Prodissoconcha II vom Mantelrand gebildet. Beide, Prod. I und Prod. II bilden die

Larvenschale. Nach der Matamorphose und dem Übergang zum Bodenleben wird die endgültige Schale, die Dissoconcha weiterhin vom Mantelrand gebildet. Diese kann äußerlich vollständig andere Strukturen aufweisen als die Larvenschale (z.B. bei Cardium).

Lecithotrophe Entwicklung mit einer kurzen Larvalphase im Pelagial findet sich nur bei sehr wenigen Arten, z.B. Nucula, Ostrea lutaria, Thyasira flexuosa und Th. sarsi sowie Teredo navalis (OCKELMANN, 1962). Auffallend ist das völlige Fehlen oder die nur ansatzweise Ausbildung einer Prod. II. Direkte Entwicklung findet man bei sämtlichen Astarte Arten, einigen Musculus Arten (mit Ausnahme von M. marmoratus, die eine planktotroph-pelagische Entwicklung hat). Larven dieser Art schlüpfen - wenn nicht Brutpflege herrscht - direkt als Bodenstadien aus großen, dotterreichen Eiern, die oft noch von einer Membran eingekapselt sind. Sie bilden dann die charakteristischen "D"-Larven (straight hinge larvae) aus.

Brutpflege trifft man in unserem Gebiet nur bei Montacuta an. Die Jungen werden hier erst im Veliger Stadium ins freie Wasser entlassen und haben eine flache und große Prod. I (OCKELMANN, 1962).

Wenn im Folgenden von "Larven" die Rede ist, so sind damit die frisch gesiedelte Velichoncha mit Prod. I und Prod. II gemeint, die noch keine Dissoconcha ausgebildet haben. Bivalvier mit einer beginnenden Dissoconcha unter 2 mm Länge werden im Folgenden unter dem Begriff "juvenile" und "junge Bodenstadien" behandelt.

Die Länge der Larvenschale zur Zeit der Metamorphose, d.h. zur Zeit des Überganges zum Bodenleben wird mit "Met" bezeichnet. Alle Daten zur Prod. I und Prod. II und Met sind unpublizierte Werte von K.W. OCKELMANN und als solche schon zum Teil von MUUS (1973) publiziert. Sie decken sich mit den selbst ermittelten Werten, wenn nicht besonders vermerkt.

3.5.2 Musculus marmoratus

M. marmoratus ist die einzige Musculus-Art mit pelagischer, planktotropher Larvalentwicklung. Die anderen vorkommenden Arten, M. niger und M. discors haben eine direkte Entwicklung und bilden große "D" Schalen aus.

Die Larve ist leicht zu bestimmen: Bestimmungsmerkmale sind das taxodonte Larvenschloß. Das Larvenligament ist zentral gestellt (bei Mytilus seitlich). Die Schale ist kräftig, glatt und meist glänzend. Deutlich ist ein Augenfleck zu sehen.

Prod. I etwas über 90 μ
Met 300 - 400 μ

Im Vergleich zu Mytilus hat die Larvenschale von Musculus mehr eine dreieckige Form. Die Größe beim ersten Auftreten ist 275 - 350 μ (auf den Schwebesubstraten). Sie wächst aber nur bis 1,5 mm und spielt adult keine Rolle. D.h., ihr larvales Auftreten ist nicht erfolgreich.

Juvenile treten erst im Herbst 1976 auf. Hier ist der Larvenfall auf die Monate September - November konzentriert mit Schwerpunkt November. Die bodenfernen Substrate werden deutlich häufiger besiedelt. Frisch gesiedelte M. marmoratus erreichen Dichten von bis zu 1 000 Ind./0,1 m². Adulte sind sehr selten. Im Februar 1977 ist in einer Gesamtprobe (W) ein Exemplar enthalten.

JAECKEL (1952) gibt ihr Einwandern in die Gemeinschaft der Kieler Bucht im August an. Im natürlichen Biotop lebt M. marmoratus z.T. kommensalisch in Tunikaten und ist im freien Biotop wesentlich seltener als andere Arten vertreten (ARNTZ et al., 1976). Nach RASMUSSEN (1973) sind 10 % aller Tunikaten im Isefjord mit Musculus marmoratus besetzt (1, z.T. 2 Exemplare). Nur Molgula ist nicht befallen.

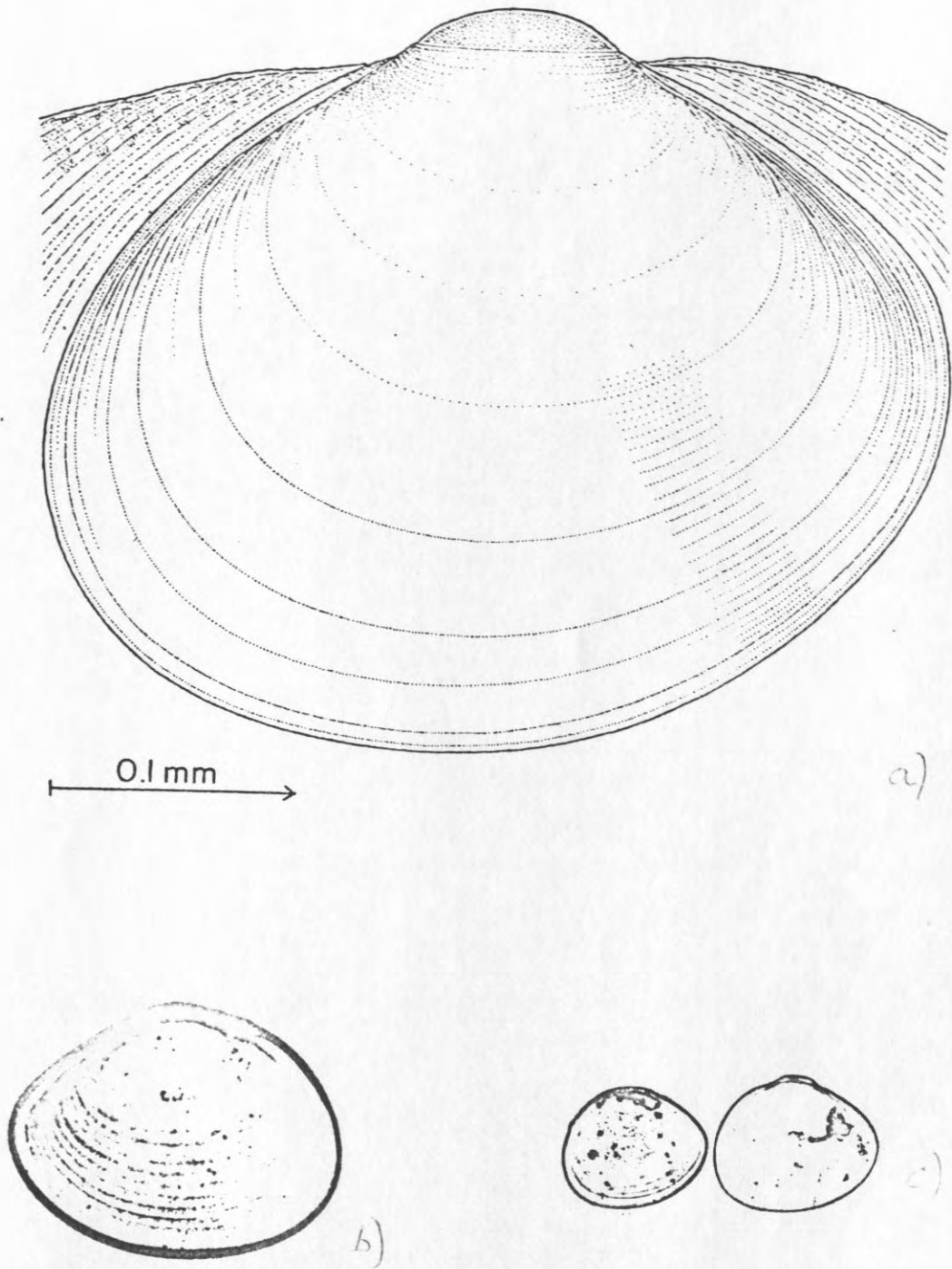


Abb. 53: Larvenschale von Musculus marmoratus

a) OCKELMANN, unpubl., b) FOSSHAGEN, 1965,

c) REES 1950

3.2.3⁵ Mytilus edulis

Die Miesmuschel Mytilus edulis ist wohl neben der Auster am besten in ihrer Larval- und Juvenilentwicklung beschrieben worden (FIELD, 1922; LOOSANOFF & DAVIS, 1963; BAYNE, 1965; SEED, 1968). Mytiluslarven kommen massenhaft im sommerlichen Plankton vor. Sie stellen zeitweise über 90 % der meroplanktischen Larven (POLLEHNE, 1977).

Die Larve von Mytilus ist leicht zu erkennen. Ihre Merkmale sind ein taxodontes Larvenschloß, ein deutlicher Augenfleck und ein seitliches Larvenligament. Das Vorderende der im Ganzen schiefen Larve ist spitz. Etwa ab 350 μ treten periostrakale Haare auf, die mit zunehmender Größe der Muscheln wieder abfallen. Prod. I 110 μ , Met 300 - 450 μ . Auf den Schwebesubstraten wurde Mytilus schon mit 275 μ als Bodenstadium gefunden.

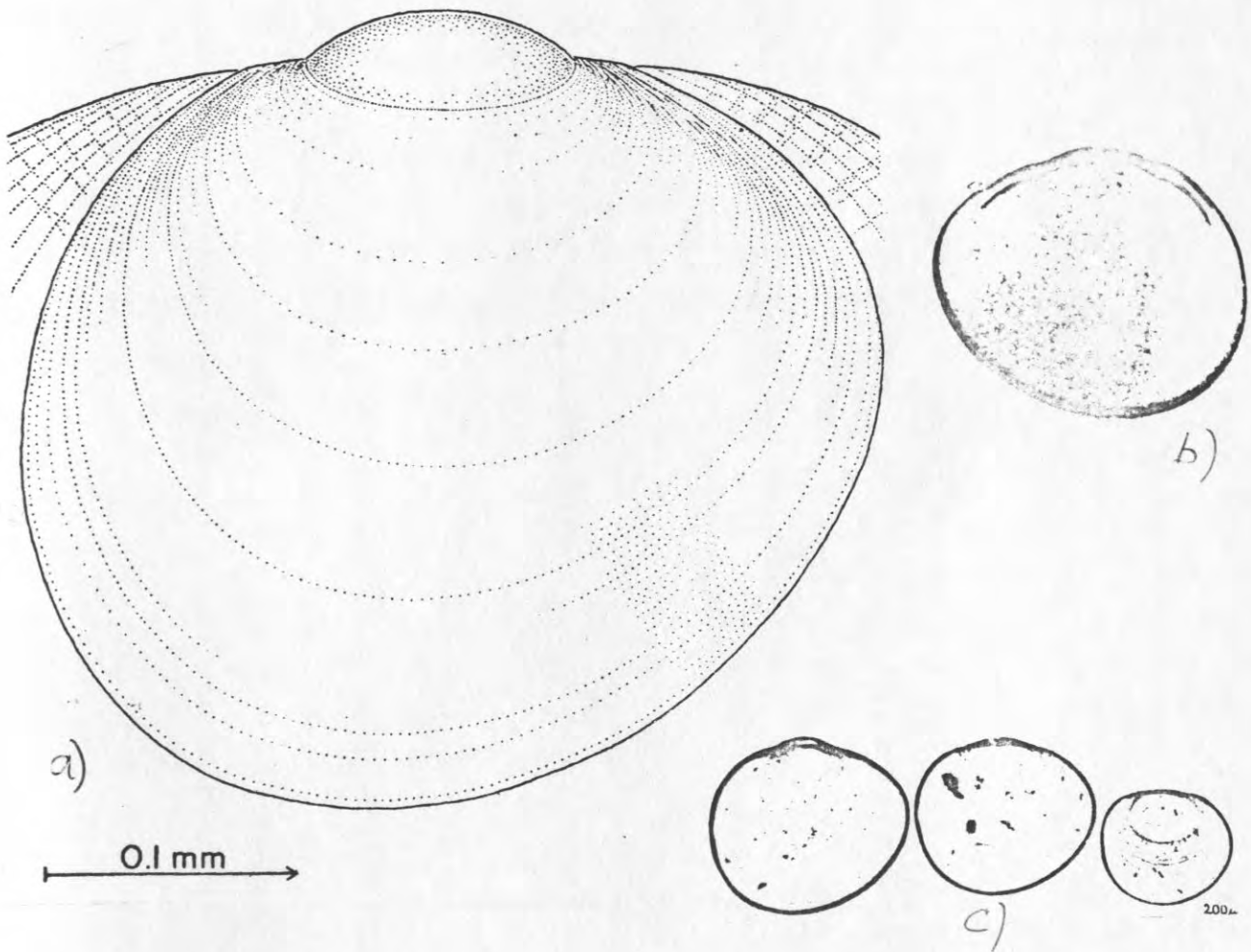


Abb. 54: Larvenschale von Mytilus edulis (OCKELMANN, unpubl.) a)
b) FOSSHAGEN, 1965; c) REES, 1950

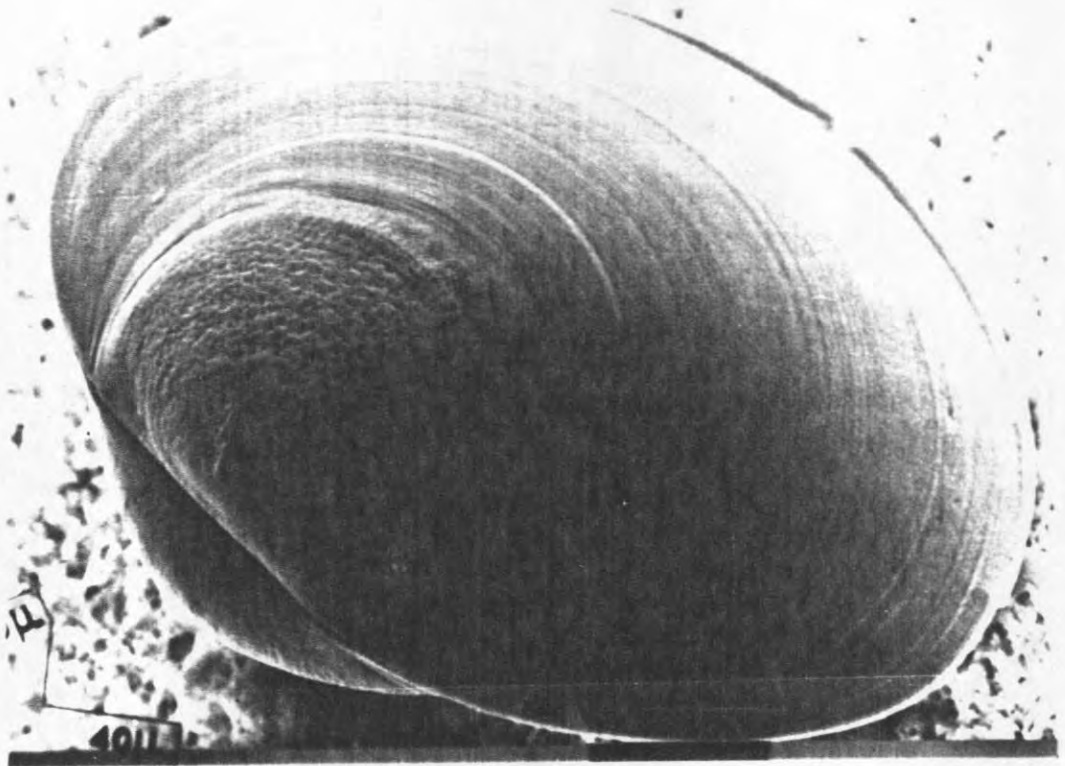


Abb. 55 : Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Mytilus-Larvenschale (aus LEHNBERG & THEEDE, 1979)

Mytilus-Larven sind - im Gegensatz zu anderen Invertebratenlarven - während der ganzen Dauer ihres pelagischen Lebens positiv phototaktisch, d.h. ihr Siedlungsbestreben ist ins obere Sublitoral gerichtet. Dennoch unternehmen sie im Tagesverlauf gewisse Wanderungen in der Wassersäule mit einer Amplitude von 2 m (POLLEHNE, 1977). Ein Teil sinkt in tiefere Wasserschichten ab. Dies zeigt sich deutlich in Abb. 56, wo die Dichte frischgesiedelter Larven auf 5 verschiedenen Tiefenhorizonten dargestellt ist. Im Juni sind die Zahlen noch gering, wenn auch hier schon eine Tendenz zur Konzentration auf den bodenfernen Substraten zu sehen ist. Das Bild vom Juli macht deutlich, daß Mytilus zu den "explosionsartigen" Laichern gehört (THORSON, 1949), die durch gleichzeitige Abgabe aller Laichprodukte eine hohe Befruchtungsrate und damit das Überleben sicherstellen. Es sind ganz deutlich die Schwebesubstrate bevorzugt mit anfänglichen Siedlungsdichten von über 5 000 Ind./0,1 m² (S₁₆). Im September ist ein Teil der Larven offenbar abgesunken und sorgt auf den exponierten Tischen für einen Siedlungsschwerpunkt mit etwa 250 Ind./0,1 m². Ab November sind nur noch wenige frischgesiedelte Larven zu beobachten.

MYTILUS EDULIS

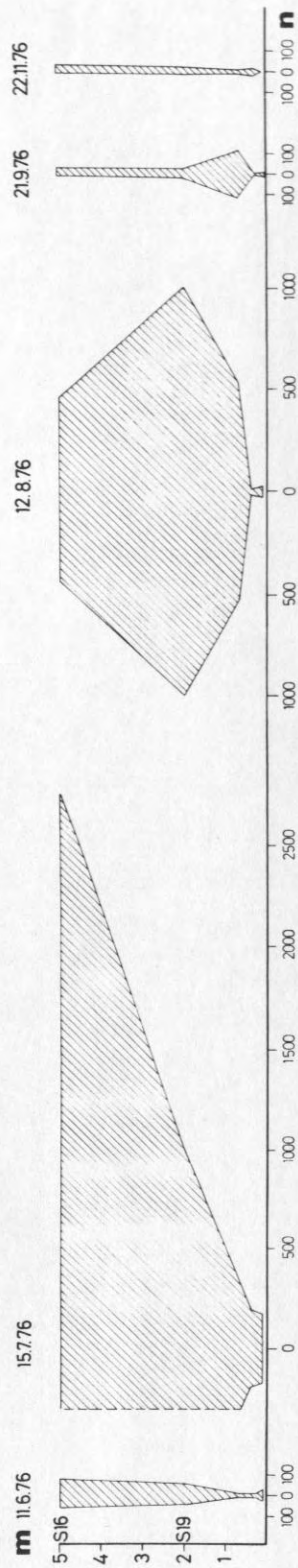


Abb. 56 : Larvendichte von Mytilus edulis auf 5 Tiefenhorizonten,
Abstand vom Grund in Metern.

Die siedlungsbereiten Larven heften sich mit ihrem heraushängenden Byssusfaden an allem fest, was sich ihnen bietet. In unserem Falle waren es zumeist Polydoraröhren.

Die Mortalität der frischgesiedelten Mytilus ist sehr hoch. Die Anzahl pro $0,1 \text{ m}^2$ verringert sich innerhalb von zwei Monaten um zwei Zehnerpotenzen. Die Verbleibenden zeigen ein sehr schnelles Wachstum. Die Population kann sich aber auf den Weichböden nicht durchsetzen und stirbt. Dagegen überleben diejenigen, die sich auf den Reifen der Schwebesubstrate angeheftet haben. Hier werden sie durch Asterias stark dezimiert. Die Beobachtungen sind jedoch nicht geeignet, quantitative Abschätzungen zu machen.

An dieser Stelle soll kurz ein Vorgang erwähnt werden, der mittelbar in das Experiment einwirkte. Der Algenzaun und die Schwebesubstrate waren mit Fischerkugeln oder ähnlichem als Oberflächenmarkierung versehen. Regelmäßig im Herbst waren diese von der Wasseroberfläche verschwunden. Im nächsten Jahr jedoch tauchten ebendiese Blubs wieder auf. Der biologische Hintergrund für dieses Geschehen war folgender: Tauchbeobachtungen ergaben, daß die Blubleinen (4 - 6 mm Perlon) sehr stark von Mytilus besiedelt wurden und ihnen ideale Nahrungsbedingungen in der freien Wassersäule boten. Das Gewicht der rasch wachsenden Muscheln zog die Leine mitsamt Auftriebskörper nach unten und schließlich lag das Ganze als etwa 30 cm dicke Wurst am Meeresboden. Diese aber wurde sehr bald von Seesternen heimgesucht und abgefressen. Sobald dieser Vorgang beendet war, stieg der Schwimmkörper wieder auf und das Spiel konnte von Neuem beginnen.

⁵
3.2.4 Astarte spp.

Die Gattung Astarte ist in unserem Gebiet mit drei Arten vertreten (A. borealis, A. elliptica, A. montagui). Sie bildet keine pelagischen Larven aus, sondern hat eine direkte Entwicklung (OCKELMANN, 1962), so daß sie eigentlich nicht in unserem Versuch zu erwarten gewesen wären. Trotzdem waren ihre nach der Form so benannten "D"-Larven das ganze Jahr über vereinzelt auf den bodennahen Substraten vertreten. Vom April bis Mai kommen sie besonders auf den Wannen (40 cm Höhe) vor. Im Juli sind sie auch auf den 5 m über dem Boden schwebenden Substraten präsent; dies sollte Anlaß geben, neu über ihre bodengebundene Verbreitungsweise nachzudenken. Das bodenferne Vorkommen wiederholt sich im November. Während hier die Totalkonvektion der Wassersäule den Transport erklären könnte, fehlen im Juni derartige Ereignisse. In der Totalprobe im Dezember sind je eine A. borealis und A. elliptica. Sie sind etwa 3 mm lang. Die Unterscheidung der einzelnen "D"-Larven nach Arten ist sehr schwierig. Da jedoch nur Astarte als Adulte auftritt, gehen wir davon aus, daß in der Mehrzahl diese auch als Larven auftreten. Gemessen an den sehr zahlreichen Vorkommen in einigen Gebieten der Kieler Bucht ist Astarte spp. im Verlauf der Neubesiedlung als nicht sehr erfolgreich einzustufen.

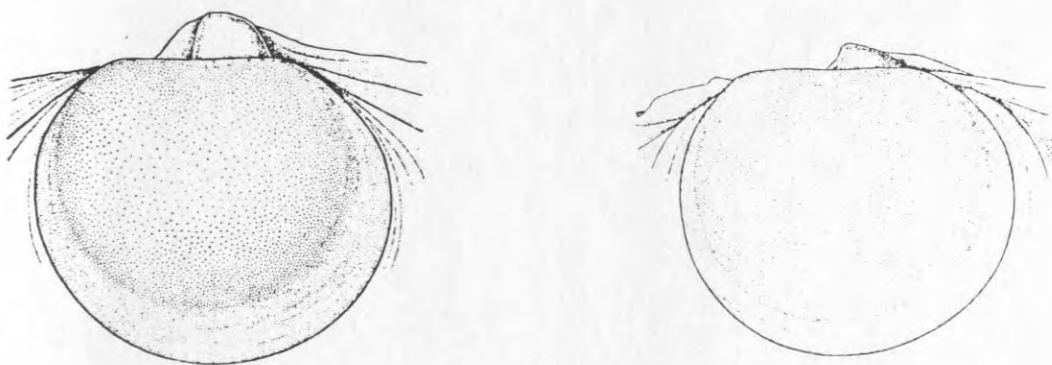


Abb. 57: "D"-Larvenschalen von A. montagui und A. sulcata
(OCKELMANN, unpubl.)

3.2.5⁵ Montacuta bidentata = Mysella bidentata

Montacuta ist eine häufig vorkommende Art in der Kieler Bucht, die aber durch die gängigen Sammelmethode (1 mm Sieb) meist nur teilweise erfaßt wird. Ihre Biologie und ihr Verhalten sind von OCKELMANN & MUUS (1978) in exemplarischer Weise beschrieben worden. Montacuta ist eine der kleinsten Bivalvier Arten in der Kieler Bucht (max. Größe 4 mm) und bildet die größten Larven aus (500 μ). Dies könnte mit der Brutpflege zusammenhängen, wie sie von Montacuta betrieben wird.

Die Larve ist leicht zu bestimmen: Große, relativ flache Larvenschale, länglich rundlich bis schief vierkantig. Der Umbo ist flach und breit. In der rechten Schale treten schon früh Lateralzähne auf (bidentata!). Die Oberfläche ist stumpf. Gefärbt ist der Muskelansatz gut zu sehen, ebenso die Mantelrandlinie. Prod. I 130 - 140 μ , Met 400 - 600 μ . Auf den bodenfernen Substraten erscheinen sie schon mit 375 μ (siehe auch Fraktion kleiner 400 μ in Längenhäufigkeitsdiagrammen). Eingeschwemmte adulte Exemplare am Boden waren am Anfang des Experiments deutlich zu erkennen am braunen Belag (Mn/Fe), während frisch gesiedelte Exemplare "sauber" waren und auch blieben, weil die Reduktionszone, in der diese Beläge entstehen, noch fehlte.

Ihr Larvenfall liegt im September, wo sie mit großen Zahlen 2 000 Ind./C, 1 m² auf allen Tiefenstufen vertreten ist. Sie sind auf dem 19 m Schwebesubstrat am häufigsten. Im Winter sind sie auf beiden Schwebesubstraten mit etwa 1 000 Ind./0,1 m² vertreten, auf den bodennahen mit 100 - 500 Ind./0,1 m² juvenilen Exemplaren. Die größten Exemplare messen nach einem halben Jahr 2,1 mm, im Februar 1977 2,4 mm.

Montacuta muß zu den Organismen gerechnet werden, die zumindest in der Anfangsphase der Besiedlung sehr erfolgreich sind. Nach JAECKEL (1952) sind Embryonen im Juni/Juli im Mantelraum zu beobachten, die später zum pelagischen Leben übergehen.

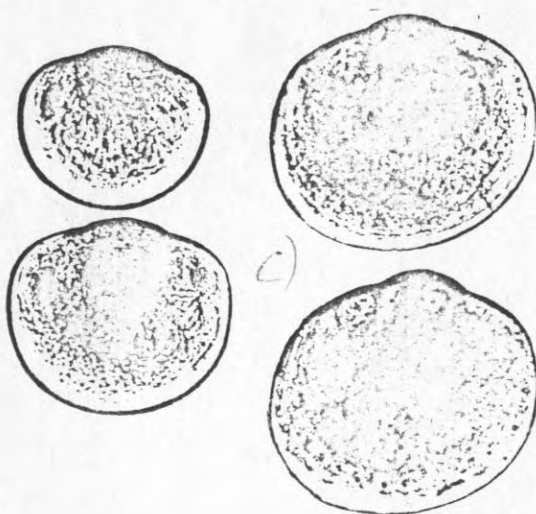
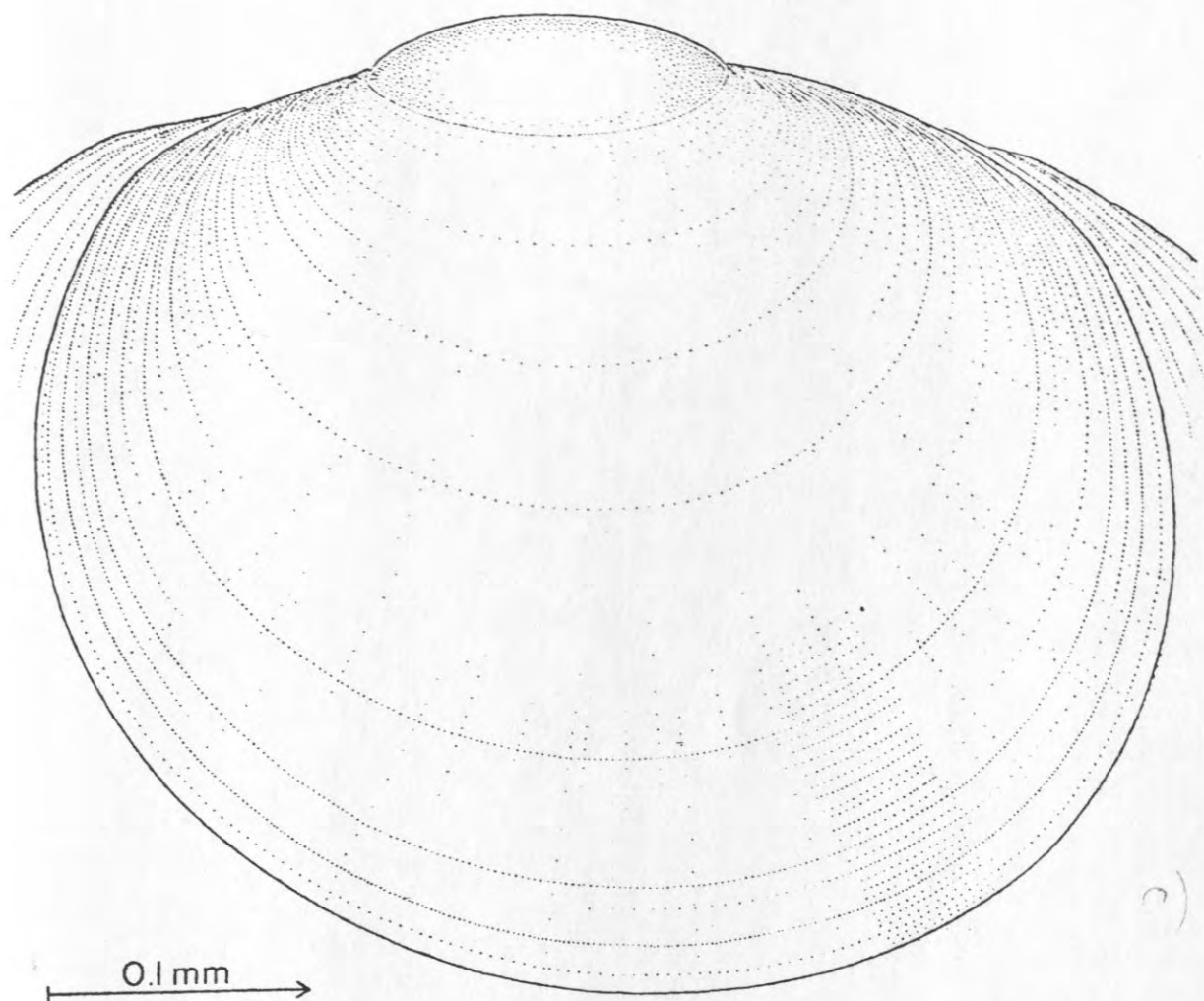


Abb. 58: Larvenschale von Montacuta bidentata

a) OCKELMANN, unpubl., b) FOSSHAGEN, 1965,
c) REES, 1950

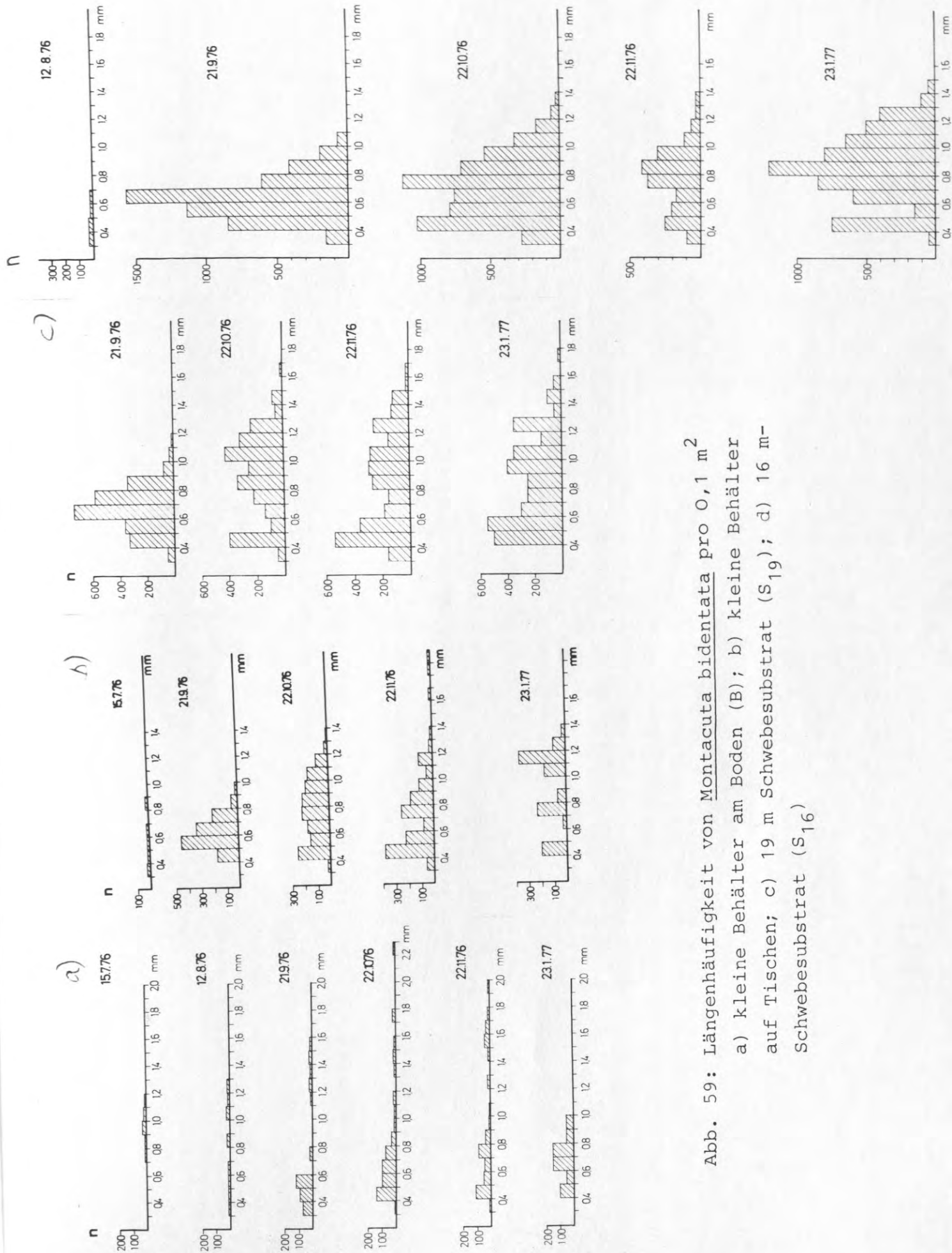


Abb. 59: Längenhäufigkeit von Montacuta bidentata pro $0,1 \text{ m}^2$
a) kleine Behälter am Boden (B); b) kleine Behälter
auf Tischen; c) 19 m Schwebesubstrat (S_{19}); d) 16 m-
Schwebesubstrat (S_{16})

MONTACUTA BIDENTATA

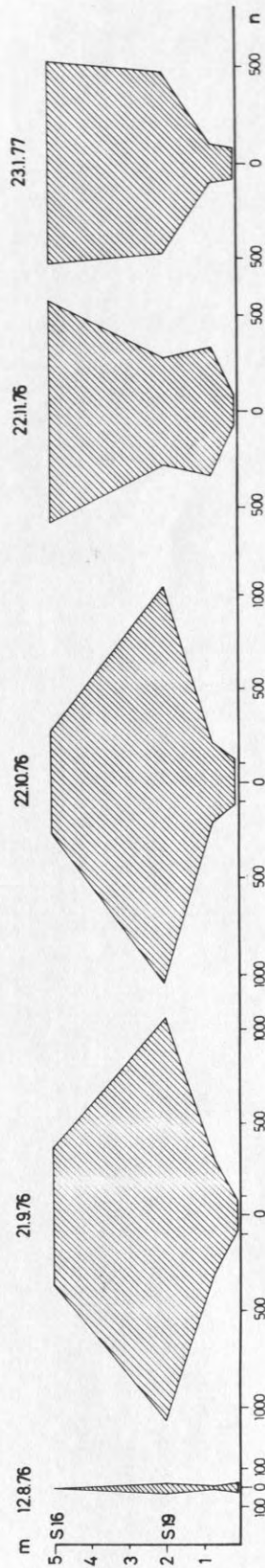


Abb. 60: Larvendichte pro $0,1 \text{ m}^2$ von *Montacuta bidentata* und ihre Tiefenverteilung auf den Versuchssubstraten

3.2.6 Cardium fasciatum (C. ovale)

Cardium fasciatum ist eine regelmäßig anzutreffende Art der Kieler Bucht. Ein Maximum des Auftretens liegt bei 20 m (ARNTZ et al., 1976).

Die Larve von Cardium ist im jungen Zustand schwer von denen von Aloidis, Mya trunc. und C. lamarcki zu unterscheiden. Wenn jedoch die Dissoconcha, die endgültige Schale gebildet wird, werden radiäre Rippen deutlich, die die Bestimmung eindeutig machen. Außerdem ist die Mantelrandlinie bei Cardiiden charakteristisch. Der äußere Schalenrand ist meist mit Sedimentpartikeln verklebt. Der Umbo ist relativ prominent und das Vorderende leicht zugespitzt.

Prod. I 90 - 100 μ , Met 230 - 330 μ .

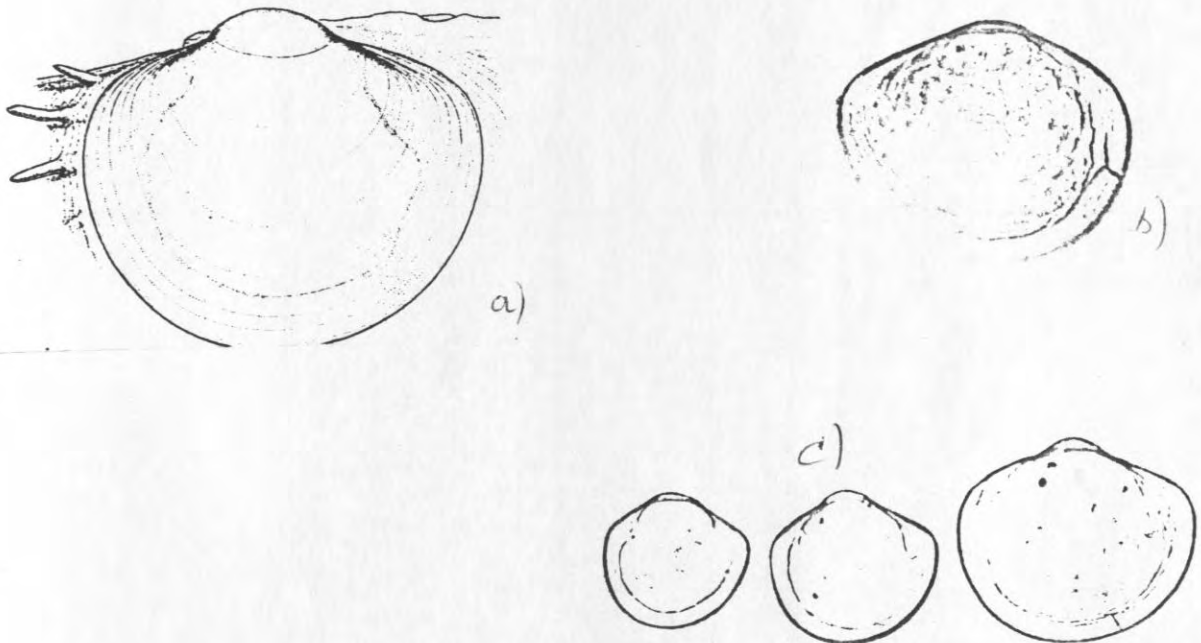


Abb. 61: Larvenschale von Cardium fasciatum

a) OCKELMANN, unpubl.; b) FOSSHAGEN, 1965;

c) REES, 1950

Cardium fasciatum gehört zu den ersten Besiedlern im Januar, Schwerpunkt ihrer Larvenfallzeit ist jedoch im November - Dezember. Die maximale Dichte wurde mit 400 Ind./0,1 m² auf S₁₉ erreicht. Ansonsten ist Cardium nicht sehr häufig, entwickelt sich aber ungeachtet aller dramatischen Veränderungen stetig, und nach einem Jahr haben die Überlebenden des ersten Schubes schon 5 mm erreicht (Maximalgröße 7 mm). In der Gesamtprobe (1 000 u Sieb) waren 8 Ind./0,1 m² zu finden. D.h., Cardium war die viert-häufigste Muschel nach Abra alba, Mya truncata und Cyprina islandica.

RASMUSSEN gibt die Larvenfallzeit für C. fasciatum im Isefjord für Juli - August an mit Schwerpunkt im Juli. Cardium fasciatum ist ein erfolgreicher Besiedler.

Cardium lamarcki kommt nur als Larve vor im Juni (B,W), September-Oktober (W, T und B, W, T) und im November auf dem höchsten Schwebesubstrat. Die Larve unterscheidet sich von der von C. fasciatum durch einen runden Umbo und ungleiche Seiten (s. Abb. 63).

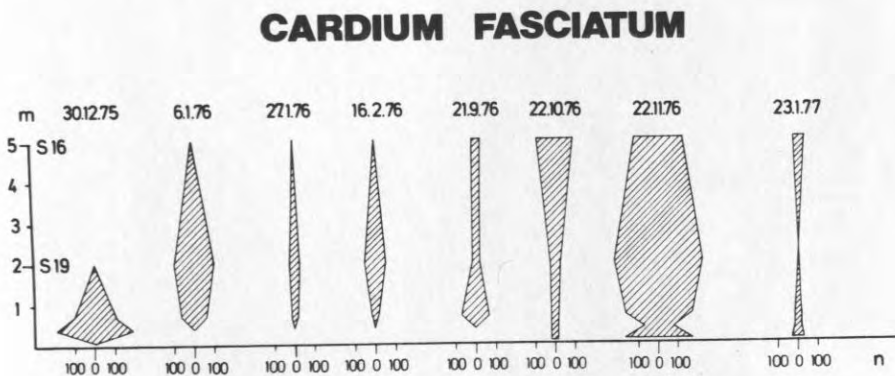


Abb. 62: Larvendichte von C. fasciatum pro 0,1 m² und ihre Tiefenverteilung auf den Versuchssubstraten

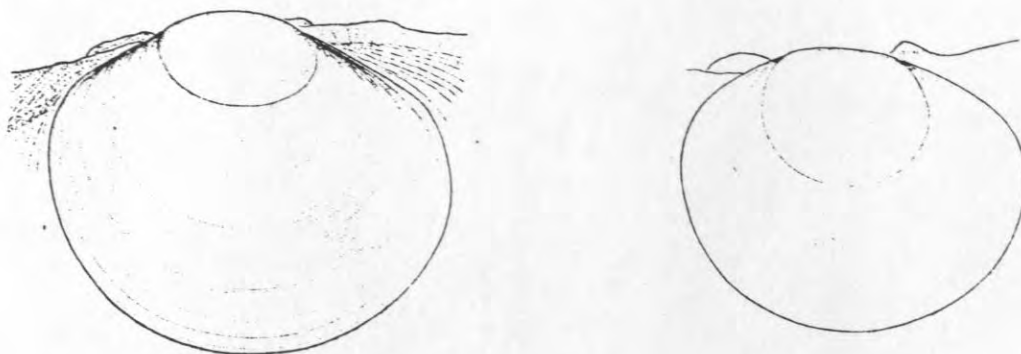


Abb. 63: Larvenschale von C. lamarcki (OCKELMANN, unpubl.)

3.2.7 Cyprina islandica (Arctica islandica)

Cyprina ist die größte Muschel unseres Seegebietes und zugleich ein wichtiges Nährtier für den Dorsch. Sie ist zumindest im Nordteil der Kieler Bucht Hauptträger der Biomasse mit geringen Fluktuationen von Jahr zu Jahr (ARNTZ, 1979).

Cyprina besitzt die kleinste Larve aller in der westlichen Ostsee vorkommenden Bivalvier. Die juvenile Schale ist fast oval, rundlich, ist mäßig gewölbt und hat gelblich wachsfarbene starke konzentrische Linien. Der Umbo ist breit, aber rund. Das Aussehen der Juvenilen ist venusartig. Die typische rehbraune Färbung tritt mit etwa 500 μ Länge auf. Prod. I 110 - 120 μ , Met 230 - 280 μ . Die Größe des ersten Auftretens lag bei 225 - 250 μ (vereinzelt auch kleiner 190 μ). D.h. frisch metamorphosierte Exemplare wurden von Anfang an quantitativ erfaßt.

Cyprina gehörte zu den zahlreichsten Erstbesiedlern. Zu Beginn des Experiments traten Larven bis Februar auf allen Tiefenstufen mit Ausnahme des höchsten Schwebesubstrates auf, später nur noch sporadisch. Ein erneuter starker Schub kam dann im November - Januar mit höchsten Konzentrationen in Bodennähe und 2 m über dem Meeresboden. Juvenile Cyprinen wurden des öfteren mit einem Byssusfaden beobachtet, der sozusagen als "Fangleine" aus der Mantelhöhle herabhängt. Die Größe betrug meist 300 μ , vereinzelt 400 und 600 μ .

CYPRINA ISLANDICA

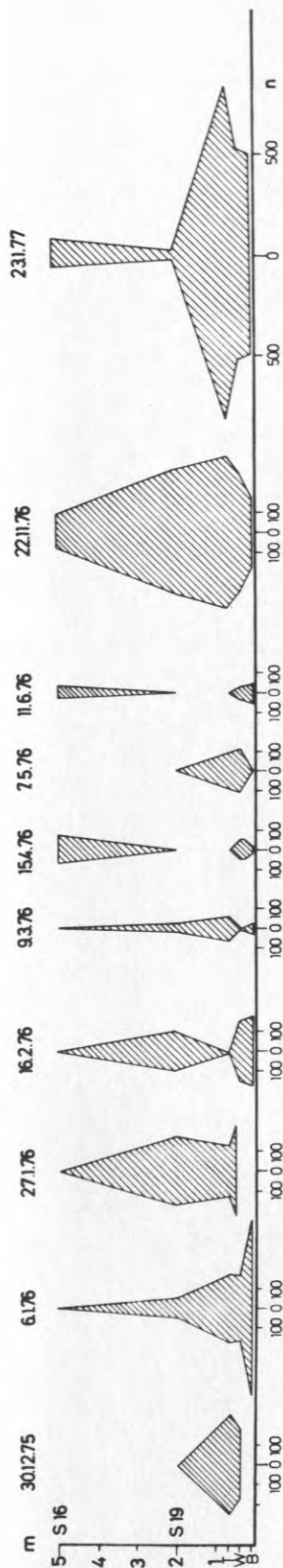


Abb. 64 : Larvendichte von Cyprina islandica auf 5 Tiefenniveaus

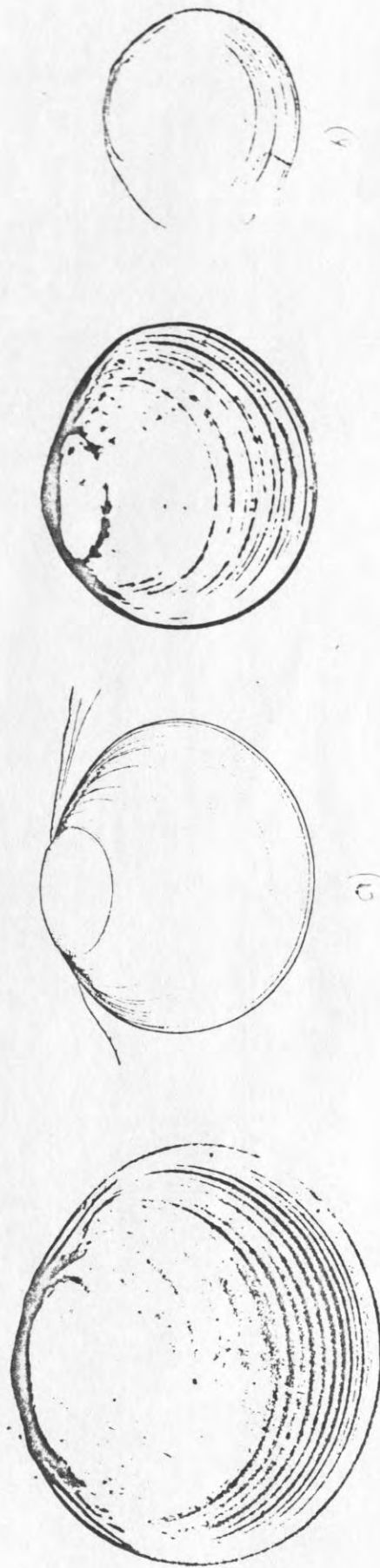
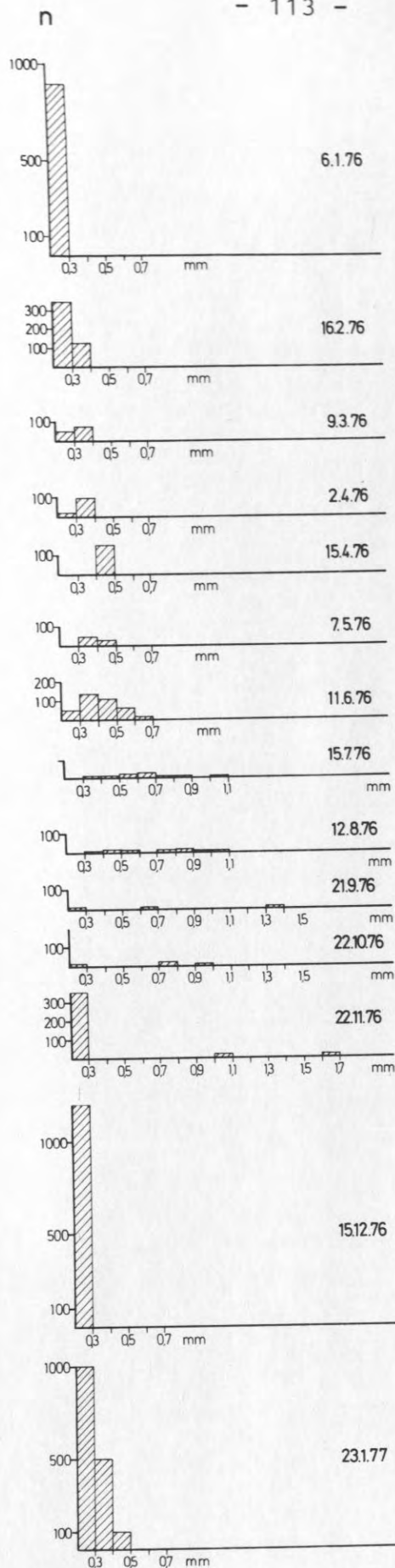
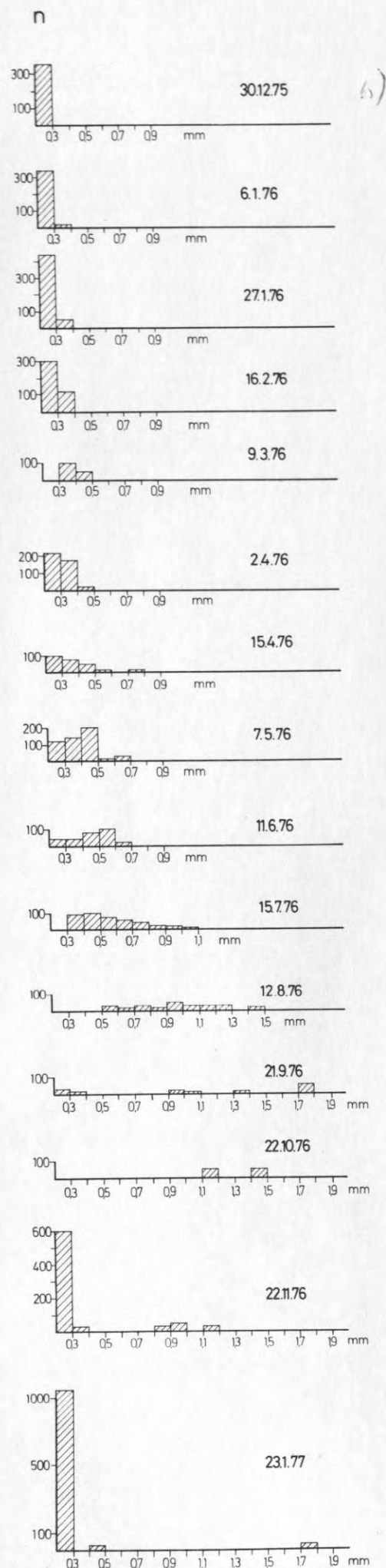


Abb. 65 : Larvenschale von Cyprina islandica (OCKELMANN, unpubl.)

b) FOSSHAGEN, 1965



a)



b)

Abb. 66: Längenhäufigkeit pro $0,1 \text{ m}^2$
 von Cyprina islandica auf
 a) den kleinen Behältern am
 Boden (B)
 b) den großen Versuchswannen

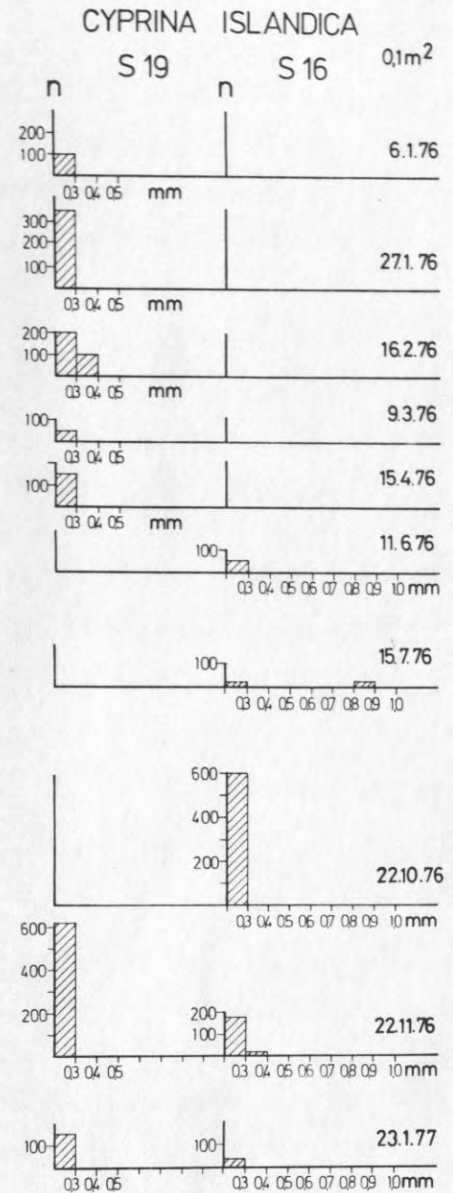
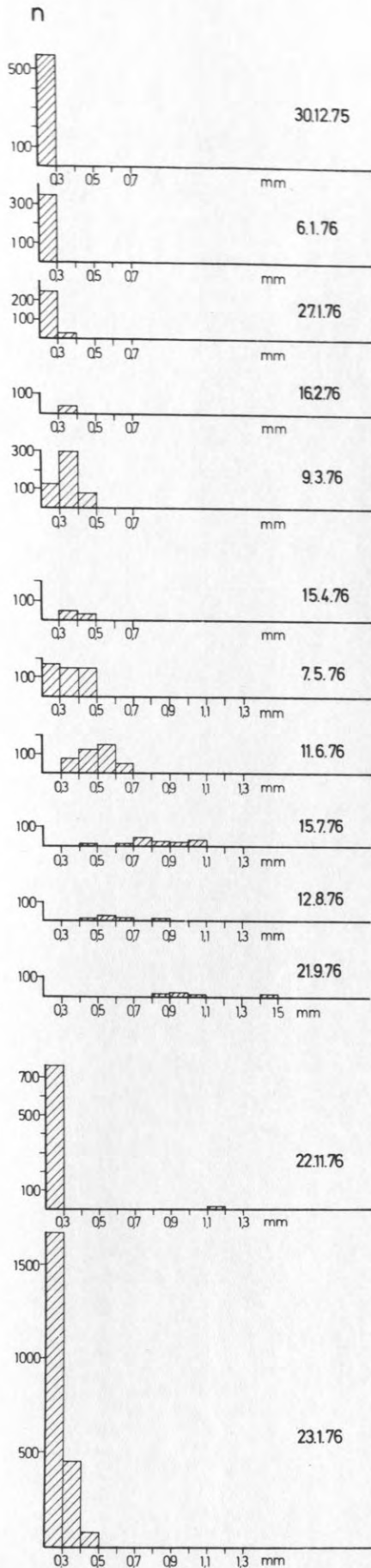


Abb. 67: Längenhäufigkeit pro 0,1 m² von Cyprina islandica auf
a) den kleinen Behältern auf Tischen (T)
b) den Schwebesubstraten (S₁₉, S₁₆)

Auch hier treten auf den bodenfernen Substraten die kleineren Larven auf. Sehr deutlich wird diese Wanderung des Siedlungsschwerpunktes in den Längenhäufigkeitsdiagrammen von S_{19} und S_{16} , (Abb. 67), wo nach vereinzelt Larven im Sommer der Schwerpunkt zuerst auf 16 m liegt und dann, einen Monat später, auf 19 m erscheint. Im Anfang des Experiments ist gerade noch diese Rückkehrphase getroffen worden. Sehr deutlich ist jedoch die Konzentration der Juvenilen in Bodennähe. Auf den Schwebesubstraten ist Cyprina nicht erfolgreich. Obwohl auch ein Larvenfall im Herbst-Winter stattfindet, sind Heranwachsende sehr selten und Adulte fehlen ganz. Die Durchschnittsgröße nach einem Jahr auf den Wannen beträgt 3 mm, wobei die größten jedoch 7 mm erreichen. Die Abundanz ist 10 Ind./0,1 m². Die Mortalität ist sehr hoch, so daß nach einem Jahr etwa noch 1 % vorhanden ist, dennoch ist Cyprina die dritthäufigste Art.

3.2.⁵8 Spisula subtruncata

Spisula subtruncata gehört zu den Arten, die nur als Juvenile angetroffen wurden und die im Weiteren keinen Erfolg hatten. Ihre kräftigen Larven traten vereinzelt im Juli/August auf sowie im November. JAECKEL (1952) beschreibt den Zeitpunkt ihres Auftretens für den Herbst.

3.5.9 Abra alba (Syndosmya alba)

Die kleine Pfeffermuschel Abra alba ist die häufigste und zugleich die gemeinschaftsbestimmende Muschel in den tieferen Bereichen der Kieler Bucht. Sie wird im allgemeinen ein Jahr alt, einige Exemplare auch zwei Jahre alt. In der Umgebung des Benthosgartens, wie im Experiment, erreichen sie nach einem Jahr etwa 6 - 9 mm.

Die Larve von Abra alba ist an ihrem Umriß einfach zu erkennen. Weitere Sicherheit kann die Untersuchung des Tellinaceen-Schlusses am präparierten Individuum geben. Die Schale ist oval und hinten etwas zugespitzt. Der Umbo ist klein, spitz und erhaben. Prod. I 80 - 90 μ , Met 300 - 380 μ . Ein Auftreten der Larve ist schon mit 275 μ , vereinzelt sogar mit 250 μ , zu beobachten, allerdings vorwiegend auf den bodenfernen Substraten.

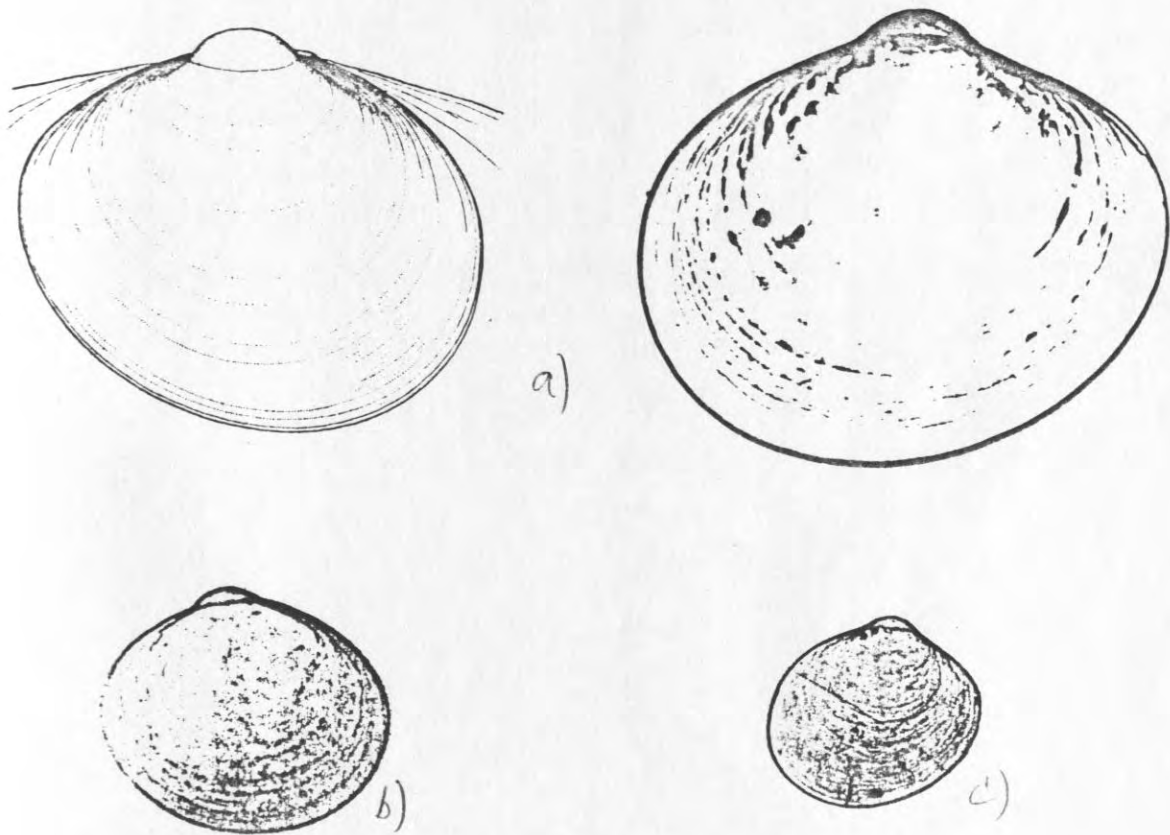
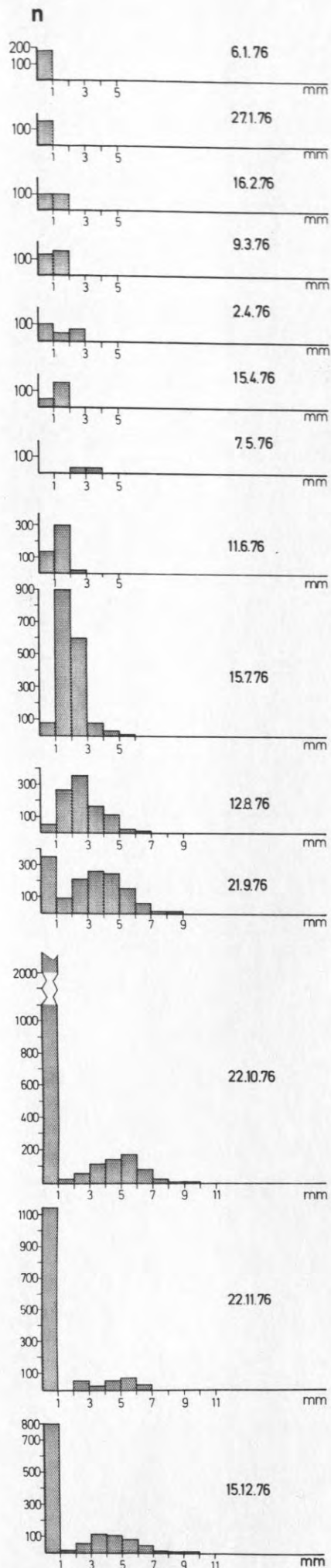
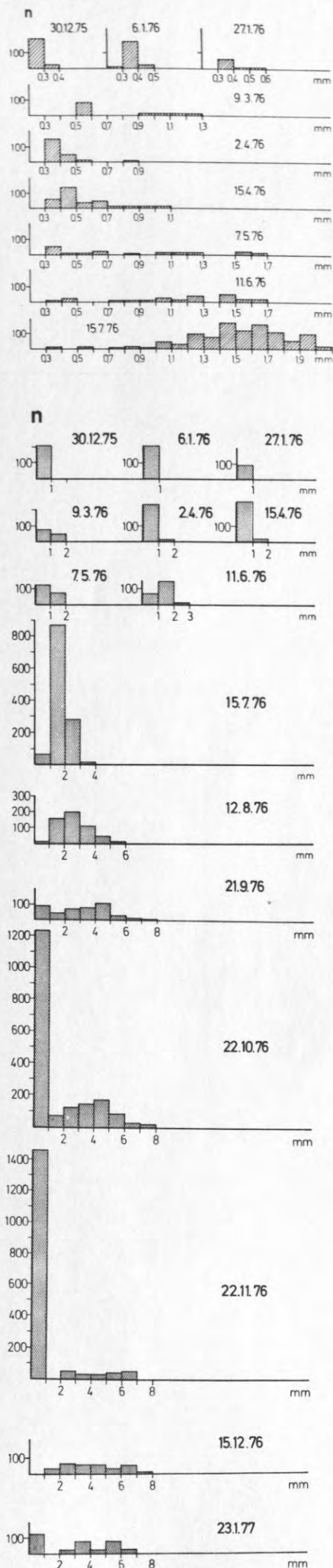


Abb. 68: Larvenschale von Abra alba (OCKELMANN, unpubl.) a)
b) FOSSHAGEN, 1965; c) REES (1950)



a)



b)

Abb. 69 a-c: Längenhäufigkeit pro 0,1 m² von *Abra alba*, a) kleine Behälter am Boden, b) große Versuchswannen, erstes Halbjahr in größerer Auflösung (0,1 m Klassen), c) große Versuchswannen (1 mm Klassen)

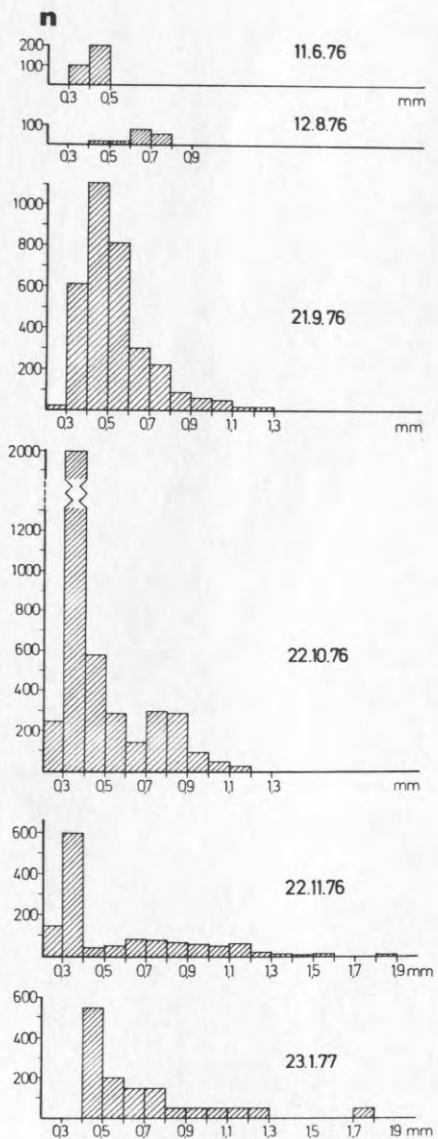
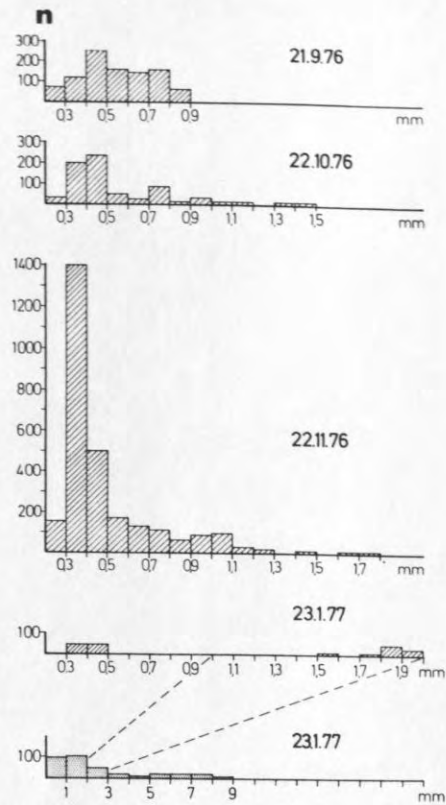
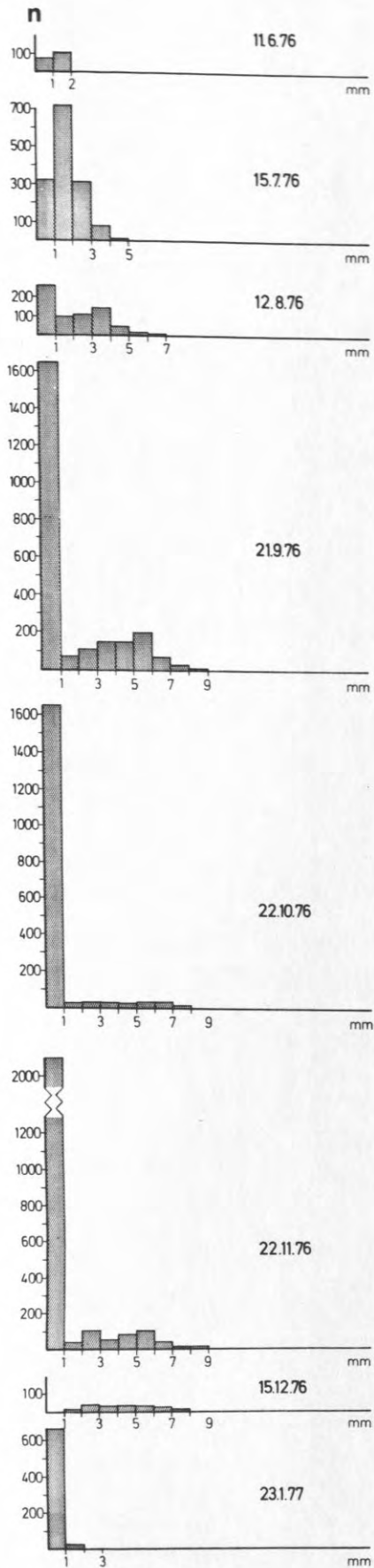


Abb. 70 a-c: Längenhäufigkeit pro 0,1 m² von *Abra alba* a) kleine Behälter auf Tischen (T), b) 19 m Schwebesubstrat S₁₉ (23.1.77 in 2 verschiedenen Klasseneinteilungen, c) 16 m Schwebesubstrat S₁₆, O, 1 mm Klassen)

ABRA ALBA

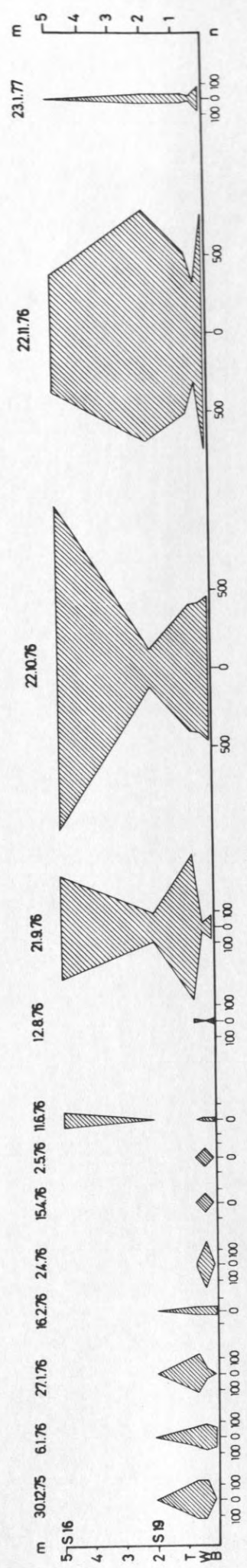


Abb. 70 d : Larvendichte pro 0,1 m² von Abra alba und deren Tiefenverteilung auf den Versuchssubstraten.

Die Larven von Abra sind von Anfang an auf den bodennahen Substraten in mäßiger Dichte (100 - 200 Ind./0,1 m²) vorhanden. Ihre Häufigkeit nimmt bis Juni beständig ab, steigt jedoch zwischen September und November erneut sehr stark an. Unverständlich erscheint ein starkes Ansteigen der Individuenzahlen im Juli in den Größenklassen 1 - 2 und 2 - 3 mm. Hiervon sind nur die bodennahen Substrate betroffen. Hier hat wohl ein Zwischenlaichen stattgefunden und die Muscheln sind in der Zeit zwischen den Probennahmen auf diese Größe herangewachsen. Der kräftige Larvenfall im Herbst vereinigt mehrere Schübe von Larven in sich, deren Absinken in den Tiefenverteilungen deutlich zu erkennen ist. Die Dichte auf den bodenfernen Substraten ist im Herbst etwa um eine Zehnerpotenz höher als auf allen anderen Substraten.

Von Anfang August an beträgt die Zahl der leeren Abra-Schalen etwa ein Drittel der Lebenden. Die Durchschnittslänge dieser toten, aber unzerstörten Muscheln betrug 3,5 mm. Zugleich wurden im September bei den meisten Abras volle Gonaden beobachtet. Das läßt den Schluß zu, daß Abra zumindest im Experiment bereits mit 3,5 mm laichreif ist und zum großen Teil nach dem Laichen abstirbt. Der starke Besiedlungsschub ab September unterstützt diese Annahme und läßt auch eine Ausweitung dieses Schlusses auf die Abra-Populationen der Kieler Bucht zu.

Die Rekrutierung von Abra alba in der Kieler Bucht erfolgt kontinuierlich das ganze Jahr über mit Schwerpunkten am Boden im Oktober und November 1976. Der wahrscheinliche zusätzliche Larvenfall im Juni (s.o.) stützt KÜHLMORGENHILLE's (1963) Annahme zweier deutlich unterschiedlicher Generationen. KÄNDLER (1926) erwähnt für die Nordsee nur einen kräftigen Larvenfall pro Jahr. JAECKEL gibt als Hauptzeit des Larvenfalls Juni/Juli an, RASMUSSEN Juni bis November mit Schwerpunkt im September/Oktober. MUUS (1973) verzeichnet ständig Larven und Juvenile, aber nur eine Altersgruppe pro Jahr.

Bei einer stark dominierenden Art wie Abra alba stellt sich die Frage, welche Auswirkungen diese Dominanz auf die anderen Glieder der Gemeinschaft hat. Betrachten wir den reinen Platzbedarf von Abra. Ausgehend von der Beobachtung, daß Abra flach im Boden dicht unter der Oberfläche liegt und mit ihren Siphonen die Oberfläche abpippt (RASMUSSEN, 1973), ist anzu-

nehmen, daß kein weiterer Pipettierer oder Strudler diesen Raum bewohnen kann; ausgenommen natürlich die vagile Epifauna wie z.B. Harmothoe und andere Räuber. Wenn man nun die Fläche von Abra als Ellipse auffaßt, kommt man zu folgender Gleichung der Fläche

$$F = \pi \cdot a \cdot b \quad b = \frac{a}{1,37} ; D = 2 \cdot a$$

$$F = 0,57 \cdot D^2$$

wobei D der größte Schalendurchmesser ist und das Verhältnis der Teilradien a und b anhand von 60 Exemplaren von Abra bestimmt worden ist ($b = \frac{a}{1,37}$). Das Längen/Breiten-Verhältnis ist in Abb. 71 dargestellt.

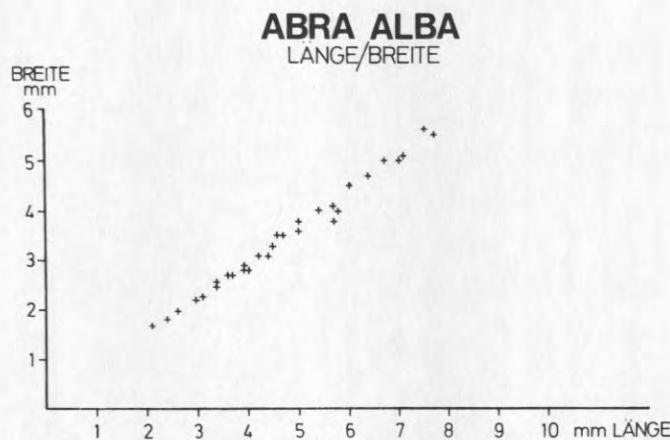


Abb. 71: Längen/Breiten-Verhältnis der Schalen von Abra alba

Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkt den Probenbehälter vom 22.10.1976 (100 cm^2), so waren bereits nach 10 Monaten 8 % der vorhandenen Fläche von Abra alba belegt. Rechnet man die entsprechenden Flächen der Abra-Larven und -Juvenilen hinzu, so kommt man auf 10 % belegter Fläche. Geht man ferner davon aus, daß von den Siphonen der Pipettierer etwa das doppelte der Schalenfläche bestrichen wird, so ist etwa ein Fünftel der Fläche, auf der

Detritus sedimentiert, als Einzugsbereich allein von Abra anzusehen.

Es wäre interessant zu wissen, wie die "Aktionsradien" der übrigen Organismen gestaltet sind, um so zu einer Aufteilung des Nahrungsangebotes zu kommen.

Am Rande seien noch zwei Beobachtungen von Abra vermerkt, die zum einen etwas über das Verhalten dieser Muschel sagen, zum anderen ihre Rolle in der Umlagerung des Oberflächensedimentes beleuchten. Im Juli 1976, als der Polydorar schon im Verfall begriffen war, wurden einzelne Abra alba dabei beobachtet, wie sie an der Oberfläche, auf den Polydorarröhren umherkrochen. Die Größe dieser Muscheln war 2 - 5 mm.

Eingegrabende Abra sind offensichtlich in der Lage, beim Abpipettieren ihrer Nahrung von der Sedimentoberfläche auch die feinen Bestandteile des Sediments mit aufzunehmen und hinterher wieder auszublasen. Es wurden Abras in den Versuchsbehältern beobachtet, wie sie den hellgelben Ton, der dem Versuchssediment beigemischt worden war, mit kurzen kräftigen Stößen wieder aus"blies" und so in die unterste Wasserschicht transportierten. Für den Sedimenttransport kann dies von großer Wichtigkeit sein, wenn der Feinanteil des Sediments unabhängig von der kritischen Geschwindigkeit in das strömende Wasser gelangt und umlagert werden kann. Rechnet man überschlagsmäßig einmal die Menge von Feinmaterial aus, die so ins Wasser gelangt, so kommt man zu erstaunlichen Zahlen, wie das folgende Beispiel zeigt:

Geht man von der Schätzung aus, daß eine Abra alle 10 Sekunden etwa 1 mg Ton o.ä. ausbläst, und weiterhin, daß etwa 100 Abra auf einem m² leben, so sind es schon 1,4 kg, die an einem Tag nur von Abra bewegt werden. Selbst wenn davon nur ein Zehntel länger in Schwebe bleibt und nicht sofort wieder absedimentiert, sind es immerhin noch 140 g/m²/Tag.

Abra alba ist von Anbeginn des Experiments vertreten und wächst rasch heran. Im Juni/Juli tritt ein starker Schub von Postlarven (1 - 2 mm) hervor, der in seinen Anfängen wohl nicht erfaßt wurde. Im Herbst kommt es dann erneut zu einem noch stärkeren Larvenfall,

der Abra zahlenmäßig und im ersten Jahr auch gewichtsmäßig dominieren läßt. Die Rekrutierung ist offenbar kontinuierlich; pro Jahr lassen sich 1 - 2 Generationen unterscheiden. Die Mortalität der Larven im Frühherbst sowie unter den Heranwachsenden (4 - 6 mm) ist sehr stark und nicht in erster Linie Folge von Zehrung, wie die unzerbrochenen Schalen auf der Substratoberfläche bezeugen. Abra ist im Benthosgartenexperiment ein sehr erfolgreicher Siedler.

3.5.10 Macoma baltica, M. calcareea

Ebenso ist Macoma baltica ein Bewohner flacherer Gebiete in der Kieler Bucht. Ihr Hauptauftreten als Larve ist im Juni - Juli und vereinzelt im Mai und bis Oktober. Ihre Larve ist relativ klein, hat ein Tellinaceenschloß mit Zähnen. Der Umbo ist nicht prominent. Der Umriß ist fast rein oval. Die Prod. I ist relativ groß (130 - 150 μ) und die Metamorphose findet bei 250 - 340 μ statt.

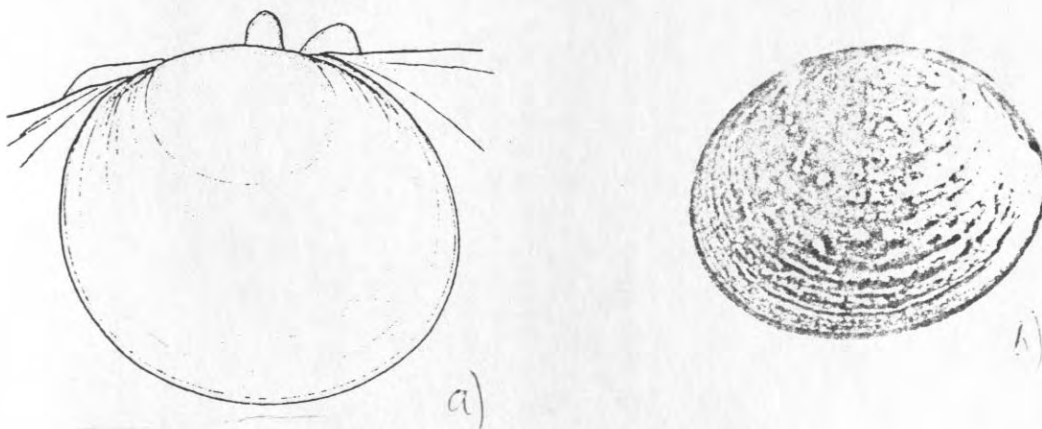


Abb. 72: Larvenschale von Macoma baltica a) OCKELMANN, unpubl.,
b) FOSSHAGEN, 1965

Die Larve von M. calcarea ist wesentlich seltener und tritt nur im Juni auf. Für sie gelten die gleichen Maße, nur ist der Umbo etwas spitzer und die rein ovale Form dadurch etwas gestört. Die Larve dieser Art wurde bisher nicht als pelagisch angesehen (JAECKEL, 1952). Sie fehlt auch bei JØRGENSEN (1946). OCKELMANN (1958) hat jedoch den pelagischen Verbreitungsmodus gesichert. Das Auftreten bei MUUS (1973) ist in guter Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen. Beide Macoma-Arten sterben sehr bald ab und sind daher als nicht erfolgreich anzusehen.

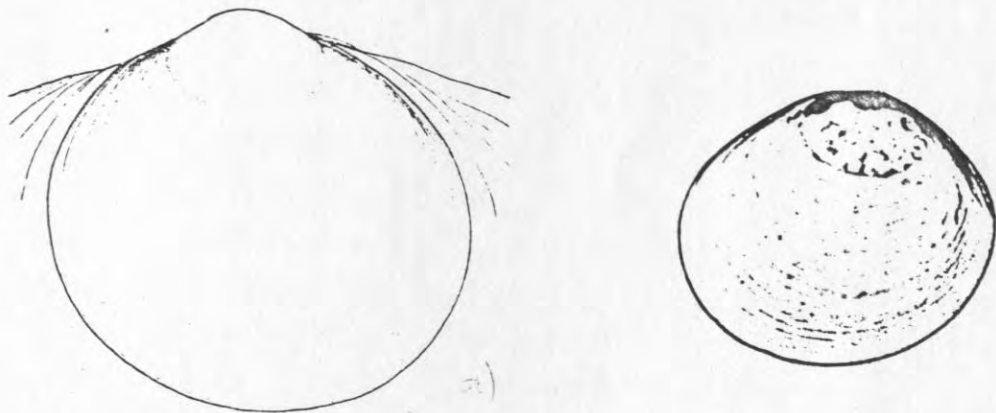


Abb. 73: Larvenschale von Macoma calcarea. a) OCKELMANN, unpubl.,
b) FOSSHAGEN, 1975

3.5.11 Phaxas pellucidus (Cultellus pellucidus)

Phaxas pellucidus, einzige Solenide unseres Gebietes, ist in der ganzen Kieler Bucht verbreitet, tritt aber nur in geringen Zahlen auf.

Die Larve ist leicht zu bestimmen: sie ist vorne deutlich spitz und ziemlich flach. Der Umbo ist klein und vorstehend. Im lebenden Zustand ist der Mantelrand gelblich-orange. Im gefärbten Zustand wirkten die Larven deutlich weißlich im Vergleich zu anderen Larven. Die typische längliche Phaxas-Form tritt schon sehr früh auf. Prod. 80 - 90 μ , Met 350 - 450 μ .

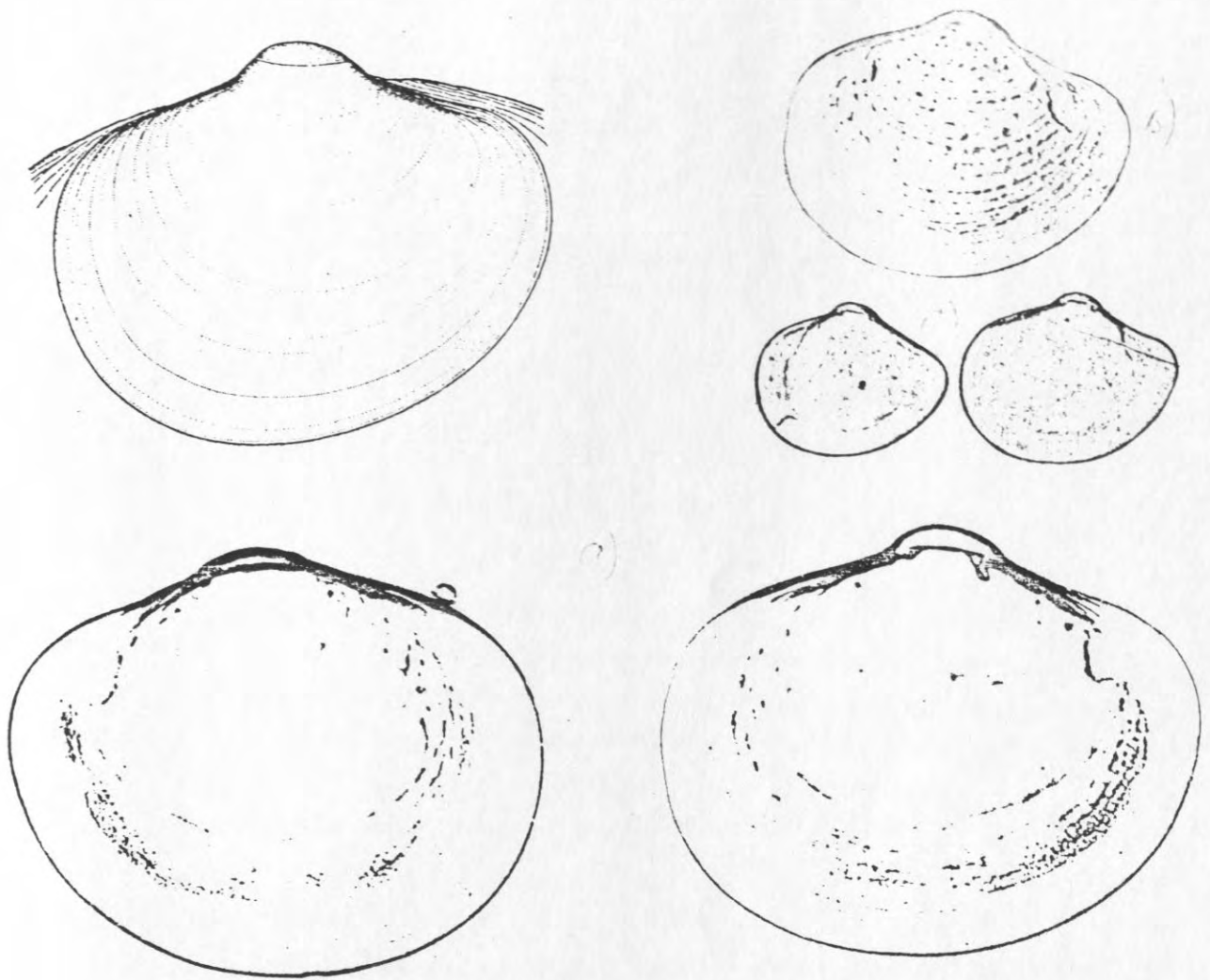


Abb. 74: Larvenschale von Phaxas pellucidus, a) OCKELMANN, unpubl.,
b) FOSSHAGEN, 1965, c) REES, 1950

In unseren Proben sind sie als Adulte sehr selten anzutreffen. Larven treten nur vereinzelt im Januar (W, T), im März und Juli auf. September - November scheint die Hauptlarvenfallzeit zu sein. Sie sind jedoch nur auf den bodennahen Substraten anzutreffen. Die Juvenilen zeigen ein sehr schnelles Wachstum, jedoch reichen die Zahlen nicht aus, um dies sauber zu demonstrieren. Anfangs wurde auch ein eingeschwemmtes adultes Exemplar am Boden gefunden.

3.5.12 Saxicava arctica / Saxicava rugosa (Hiatella arctica,
H. rugosa)

Saxicava arctica ist eine seltene Art der Kieler Bucht, die nach ARNTZ et al. (1976) zwischen 15 und 20 m auf Laminarien, Muschelschalen und Schlacken vorkommt. S. rugosa wird dagegen als bohrend beschrieben (ZIEGELMEIER, 1962). Eine Unklarheit bezüglich der verschiedenen Arten wird weiter unten diskutiert.

Die typisch dreieckige Larvenschale von Saxicava arctica ist nach JØRGENSEN (1946) am leichtesten von allen Molluskenlarven zu erkennen. Prod. I 70 - 90 μ , Met 400 μ . Das Schloß ist völlig gleich mit dem von S. rugosa.

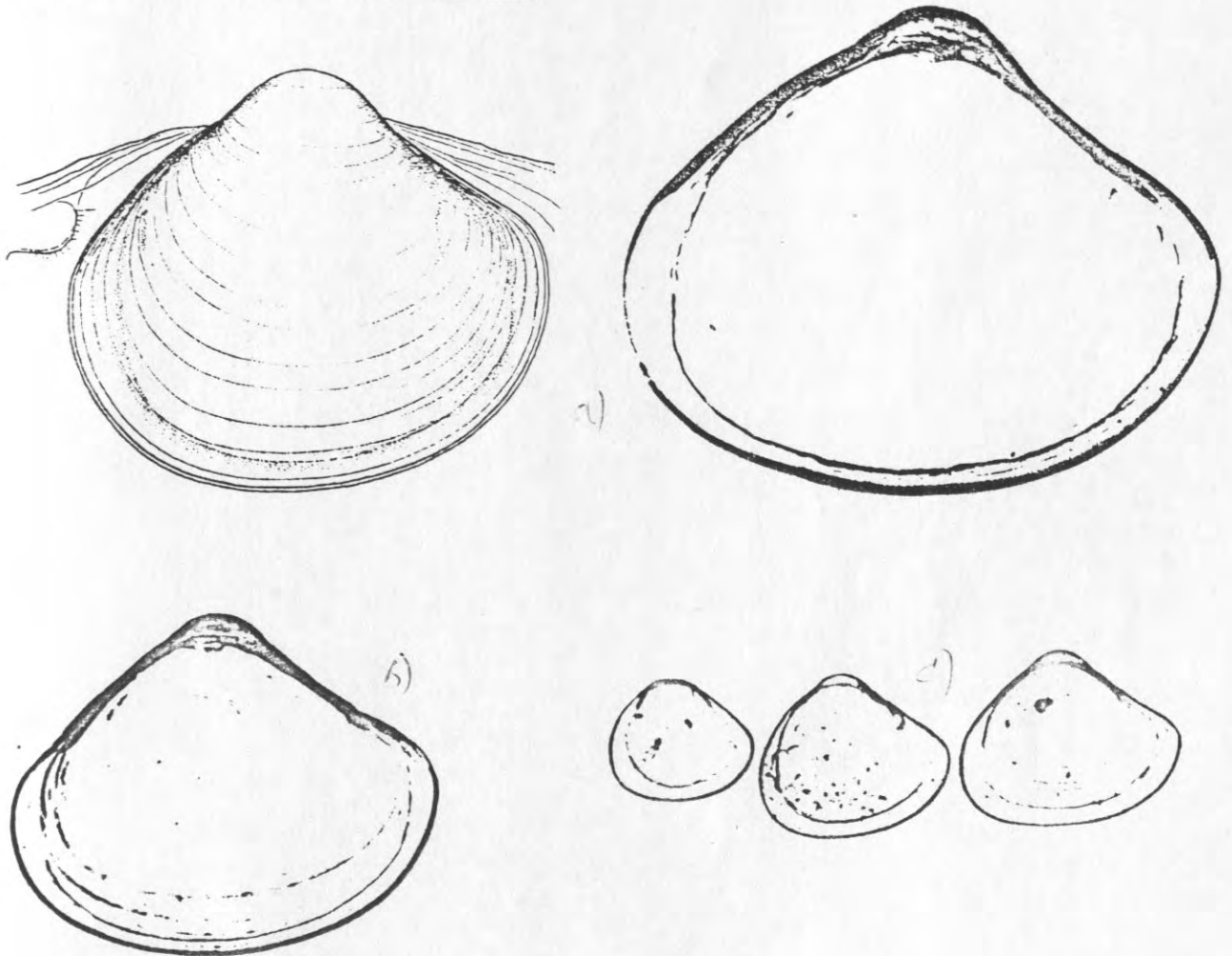


Abb. 75: Larvenschale von Saxicava arctica
a) (OCKELMANN, unpubl.)
b) FOSSHAGEN, 1965
c) REES, 1950

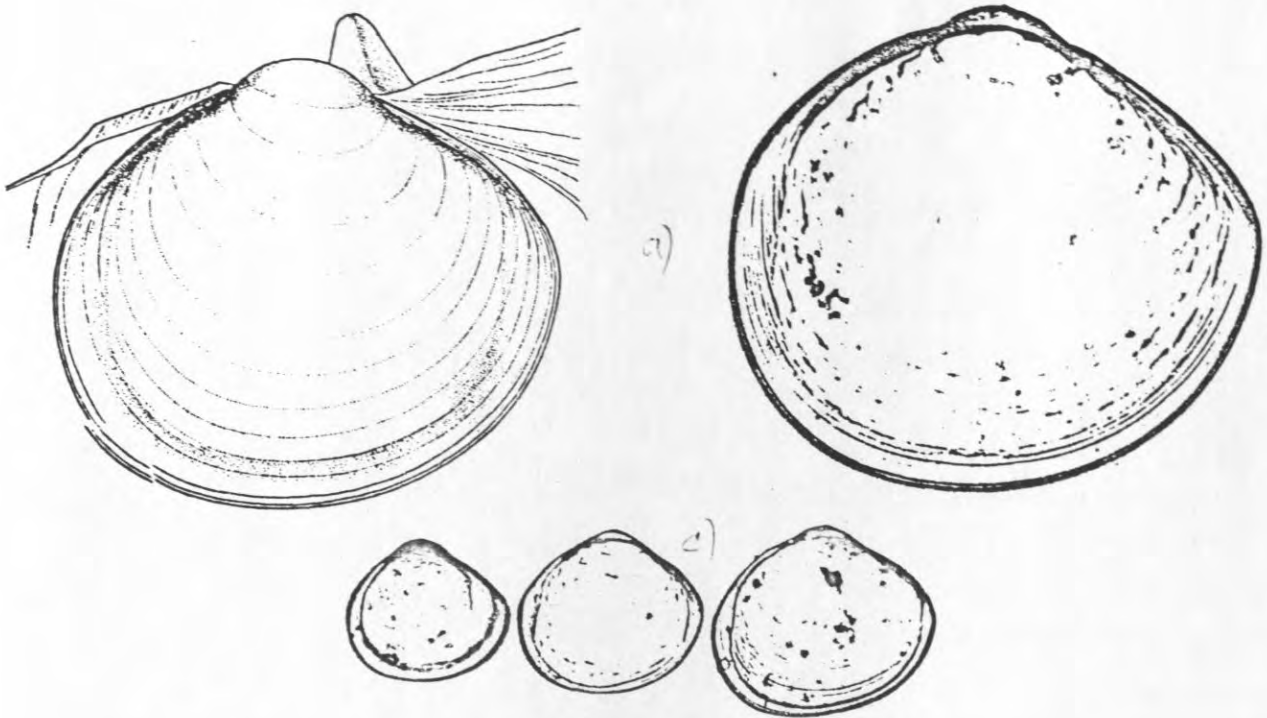


Abb. 76: d, e, Larvenschale von S. rugosa, (OCKELMANN, unpubl.) a)
b) REES, 1950

Die Larvenschale von S. rugosa ist ebenfalls kräftig, aber mehr länglich rund und ziemlich dick. Prod. I 90 μ , Met 350 μ .

Probleme gibt es bei der Artbestimmung. Nach JØRGENSEN (1946) ist die Larve, deren Adulte bei uns bisher als S. arctica angesehen wurden, gleich mit der von S. rugosa und umgekehrt. Frühere Autoren scheinen derartige Probleme auch gehabt zu haben. So heißt die einzige vorkommende Saxicava-Art bei KÜHLMORGEN-HILLE (1963) S. rugosa und JAECKEL (1952) nimmt sie beide zusammen, indem er S. arctica (rugosa) schreibt. ARNTZ et al. (1976) diskutieren die Ergebnisse beider Autoren unter dem Artnamen S. arctica.

Wie dem auch sei, es kommen zwei Larventypen vor, der rundliche sehr häufig, der andere mit deutlich dreieckiger Form, nur sehr vereinzelt im September (T, S₁₆), Oktober (W) und November (S₁₉, S₁₆).

Saxicava sp. - wie ich sie vorerst nenne - zeigte sich als sehr abundanter Erstbesiedler vornehmlich der bodenfernen Substrate. Obwohl schon früh Juvenile vorkommen, wurden ihre Larven anfangs nie identifiziert. Ab Juni tritt ein gewaltiger Schub auf, der alle Tiefenstufen bedeckt. Die maximale Larven-Dichte

ist auf dem 19 m Schwebesubstrat über 3 000 Ind./0,1 m². Die Mortalität ist sehr stark. Das Längenwachstum ist im ersten Jahr das schnellste aller beobachteten Arten. Nach einem halben Jahr beträgt die mittlere Länge schon 8 mm bei Maximalwerten bis 12 mm.

Sehr gut ist an meinem Material die Ausbildung von Zähnenreihen zu beobachten, die sowohl am Dorsalrand als auch vom Schloß weg schräg über die Schale verlaufen. Sie verschwinden jedoch mit zunehmender Größe (5 mm). Der Grund hierfür mag das physikalisch ungestörte Heranwachsen der sonst mehr oder weniger bohrenden und mechanisch beanspruchten Muscheln sein. Diese Zähnenreihen beginnen gleich mit der Ausbildung der Dissoconcha (375 μ) und geben der post-metamorphisierten Schale ein typisches dreizackiges Aussehen.

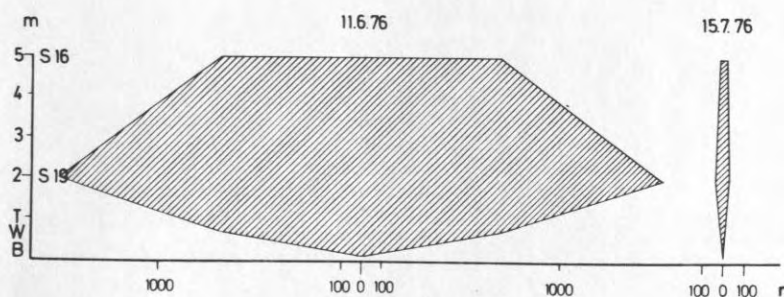


Abb. 77: Larvendichte/0,1 m² von *Saxicava* sp. und deren Tiefenverteilung auf den Versuchssubstraten

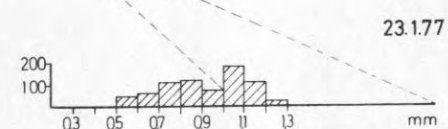
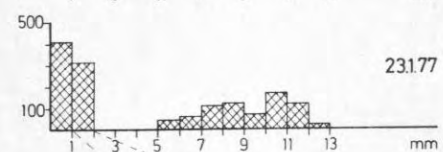
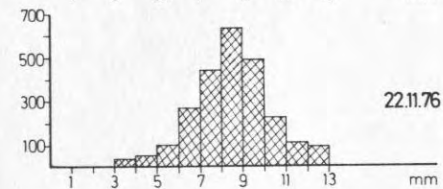
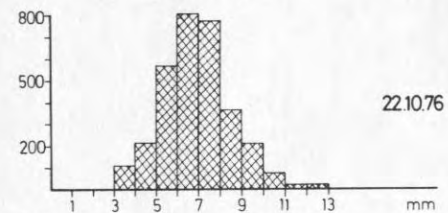
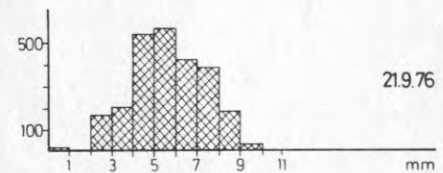
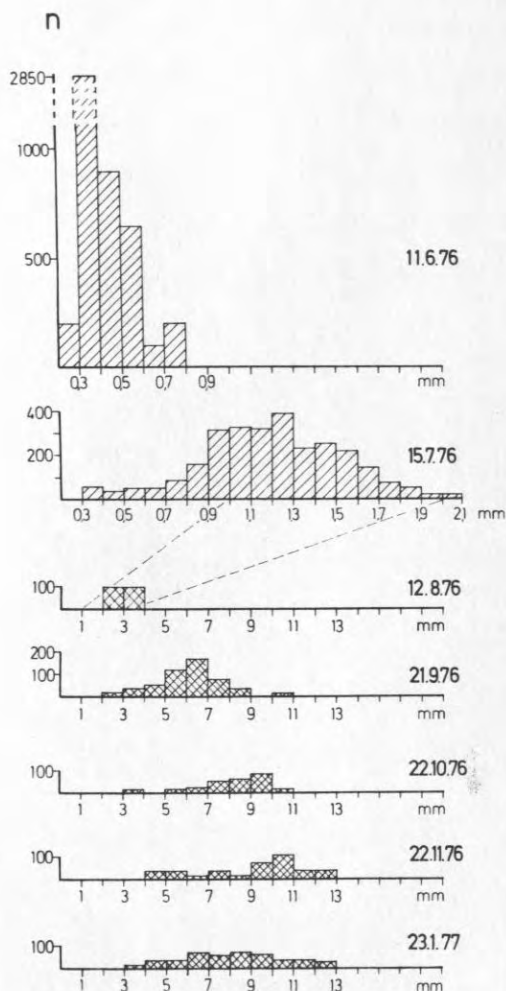
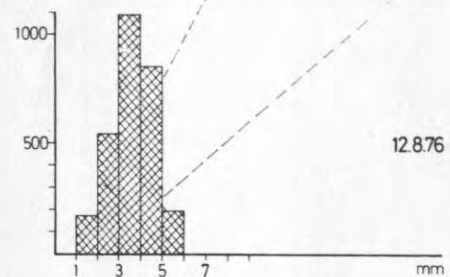
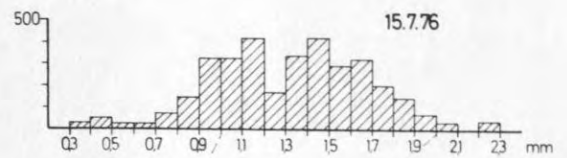
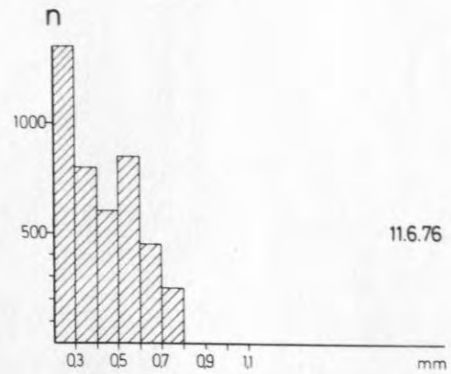
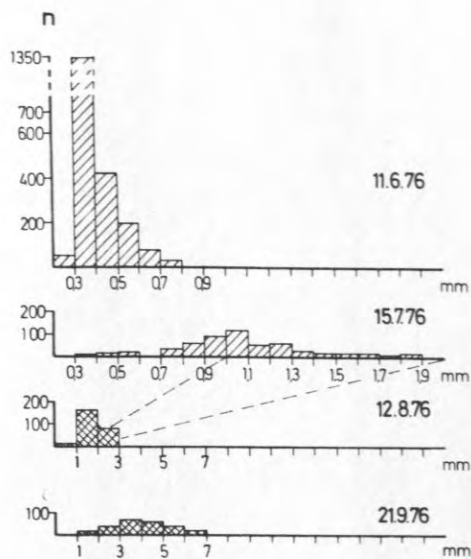


Abb. 78 a-c: Längenhäufigkeit pro $0,1 \text{ m}^2$ von *Saxicava* sp.
a) kleine Behälter auf Tischen (T), b) 19 m Schwebesubstrat (S_{19}), c) 16 m Schwebesubstrat (S_{16}),
(Man beachte den Wechsel in der Klassengröße $0,1/1 \text{ mm}$)

Um die Anschaulichkeit zu wahren und außerdem dem schnellen Wachstum gerecht zu werden, wurde in der graphischen Darstellung der Längen-Häufigkeiten auf der X-Achse der Maßstab um den Faktor 10 gerafft, wenn die Längen über 2 mm gingen.

JAECKEL beschreibt das Auftreten der Saxicava arct./rugosa-Brut für Mai bis September, RASMUSSEN gibt als Hauptlarvenzeit den Oktober an (arctica). MUUS (1973) hat zwar beide Arten gefunden, aber in so geringen Zahlen, daß sie keine weiteren Daten gibt.

Die sehr starke Larvendichte von Saxicava im Juni läßt vermuten, daß Saxicava auch zu den "explosionsartigen" Laichern (big-bang spawners) gehört. Damit ein derartiges Verhalten aber auch zum Erfolg führt, d.h., daß das Ziel der möglichst vollständigen Befruchtung der Eier erreicht wird, muß ein großes und dichtes Muschelvorkommen vorhanden sein. Dieses ist aber weder aus der Literatur noch aus Untersuchungen der letzten Jahre bekannt. Es müßte also noch unentdeckte dichte Vorkommen von Saxicava in der Kieler Bucht geben. Möglichkeiten hierzu böten die alten Dampferrouden mit ihren dichten Schlackepackungen am Meeresboden (Eigene Tauchbeobachtungen). Eine andere Möglichkeit des Transports aus dem Kattegatt oder der Beltsee scheidet m.E. wegen der unauffälligen Strombedingungen aus, die keinerlei gerichteten Transport anzeigen (s.S. 42).

Daß Saxicava zur Bildung von bankähnlichen Aggregationen in der Lage ist, zeigte sich auf den Schwebesubstraten. Hier formte sich im Laufe des Experiments eine dichte Decke von zumeist aufrecht stehenden Individuen die untereinander durch ein Byssusgeflecht verbunden waren.

3.5.13 Aloidis gibba (Corbula gibba)

Die Körbchenmuschel Aloidis gibba ist ein weitverbreiteter Bewohner verschiedener Sedimente in den tieferen Gebieten der Kieler Bucht. Ihre Abundanzen sind im Laufe der Jahre sehr schwankend.

Ihre Larve erinnert im Umriß an die von Cardium fasciatum und ist von dieser im frühen Stadium nur schwer zu unterscheiden.

Sie ist relativ klein und rundlich. Der hintere Dorsalrand und der Basisrand sind parallel. Die Oberfläche hat eine radiäre Textur. Sie kann schon früh rosa gefärbt sein. Der Umbo ist nicht deutlich erhoben. Prod. I 70 - 80 u, Met 250 - 330 u. Nach der Metamorphose kommt es zur Ausbildung von 3 - 4 Zähnen am hinteren Dorsalrand. Dabei wachsen auch die beiden Schalen unterschiedlich in der Größe.

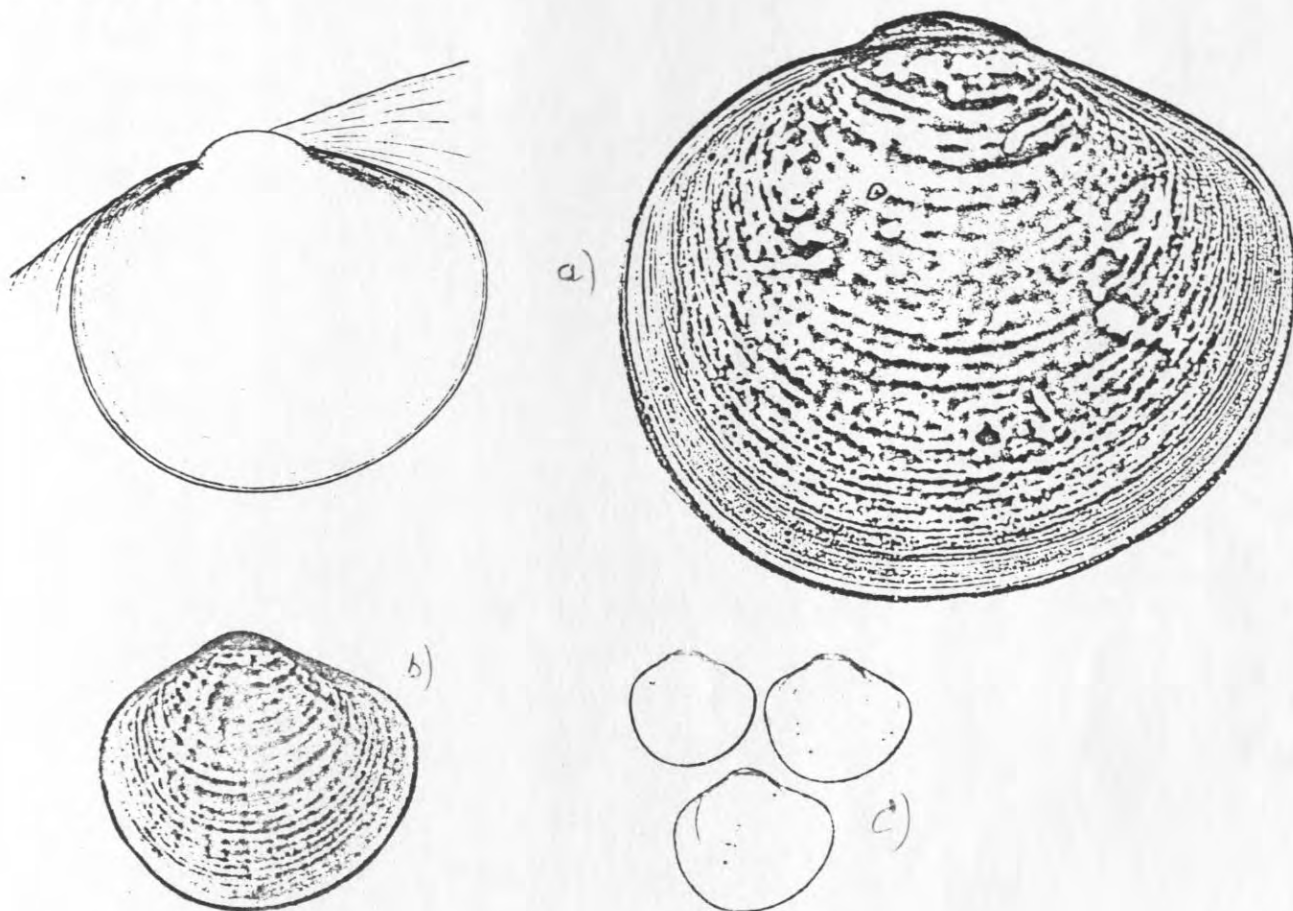


Abb. 79: Larvenschale von Aloidis gibba, a) OCKELMANN, unpubl.
b) FOSSHAGEN, 1965, c) REES, 1950

Ihre Larven treten vereinzelt im Januar (B), im April (W) und gehäuft dann im September - Oktober in allen Tiefenhorizonten auf. Im November sind sie nur noch in Bodennähe und dort im Januar auch nur noch vereinzelt.

Ihre durchschnittliche Länge ist im Dezember 3,6 mm bei einer Maximallänge von 6,5 mm. Ihre Dichte in der Gesamtprobe vom Dezember ist 1 Ind./0,1 m². Aloidis ist ein erfolgreicher Siedler auf den Versuchssubstraten.

Dänische Autoren (RASMUSSEN, 1973; MUUS, 1973) beschreiben ihre Hauptlarvenfallzeit im Juli/August und vereinzelt Auftreten von Larven von Juni - Oktober (Isefjord) bzw. Herbst - Frühjahr (Sund). JAECKEL gibt den Zeitraum von September - Oktober für das Auftreten pelagischer Larven für unser Gebiet an. Das stimmt im Wesentlichen mit unseren Funden überein. Es scheint also, wie bei anderen Arten auch, ein distinkter Unterschied in der Siedlungszeit zu existieren, der schon bei so relativ benachbarten Gebieten zum Tragen kommt.

3.5.14 Mya truncata

Die gestutzte Sandklaffmuschel Mya truncata ist ein Bewohner vorwiegend der tieferen Gebiete der Kieler Bucht.

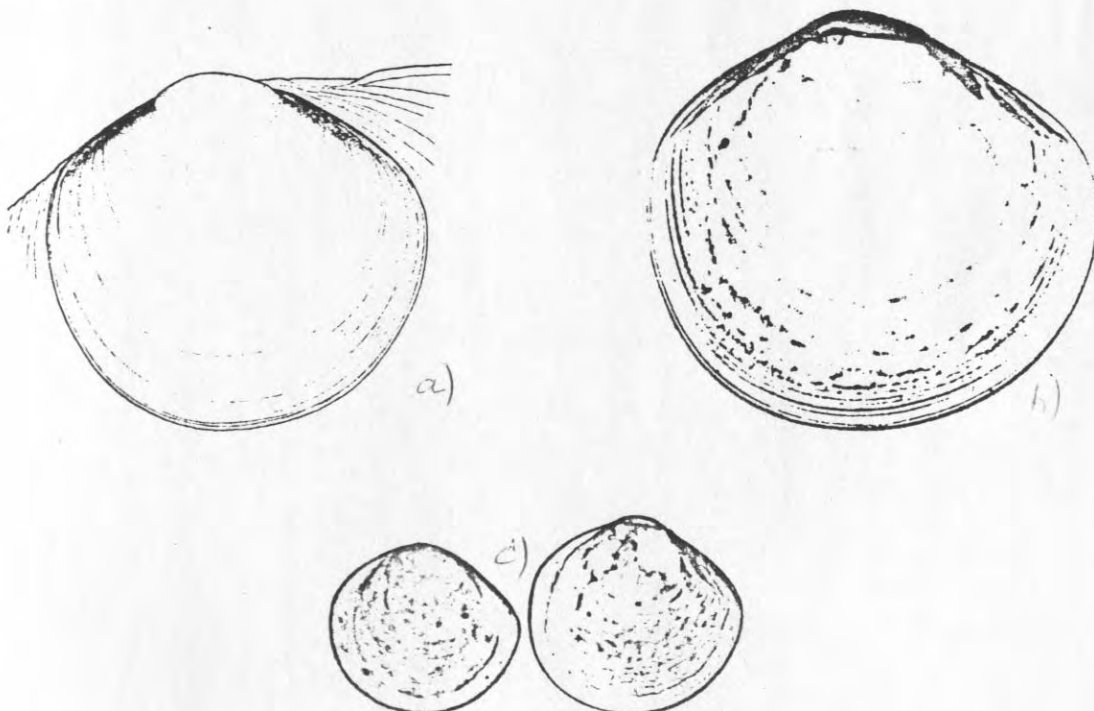


Abb. 80: Larvenschale von Mya truncata (OCKELMANN, unpubl.) a)
b) FOSSHAGEN, 1965, c) REES, 1950

Die Larvenschale ist zart und farblos. Das Hinterende ist etwas abgestutzt und der Kiel kräftig ausgebildet. Prod. I 100 - 110 μ , Met 280 - 350 μ .

Mya ist von Dezember bis Februar mit Ausnahme des obersten Schwebesubstrates auf allen Substraten anzutreffen. Im Spätherbst kommt ein zweiter Besiedlungsschub, der sich von November bis Januar hineinzieht. Auch hier ist ein Wandern des Schwerpunktes von oben nach unten zu beobachten. Die Hauptsiedlungszeit scheint Januar zu sein, wobei bis April noch Larven angetroffen werden. Ab September sind dann wieder Larven in geringen Anzahlen auf allen Tiefenstufen zu finden. Die geringen Anzahlen von heranwachsenden Myas erklärt sich aus der Siedlungsweise tief im Sediment sowohl in der Natur als auch im Experiment. Mya war mit Ausnahme von einigen Polychaeten das am tiefsten siedelnde Tier (Abb. 82). Sie gehört zu den Arten, die sich stetig entwickeln, relativ schnell wachsen und hinter Abra nach einem Jahr den größten Biomasseanteil bringen. Ihre Durchschnittslänge nach einem Jahr beträgt 11 - 12 mm, die maximale Länge 16 mm. Mya-Larven treten zu Beginn des Jahres mit relativ geringen Abundanzen auf, im Durchschnitt siedeln 100 Ind/0,1 m².

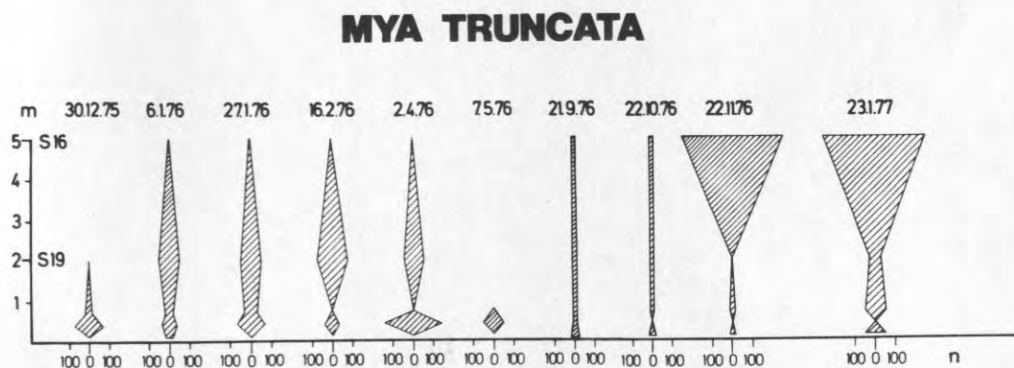


Abb. 81: Larvendichte von Mya truncata pro 0,1 m² und ihre Tiefenverteilung auf den Versuchssubstraten

MUUS (1973) fand Juvenile von Oktober bis zum Frühsommer mit Schwerpunkt im Januar. Auch sie hatte methodische Schwierigkeiten mit der quantitativen Erfassung der tiefsitzenden Tiere.

Mya truncata ist von Beginn an als erfolgreiche Art anzusehen, die sich auch auf den Schwebesubstraten unter anderen Bedingungen gut entwickelte und in geringen Anzahlen regelmäßig anzutreffen war.

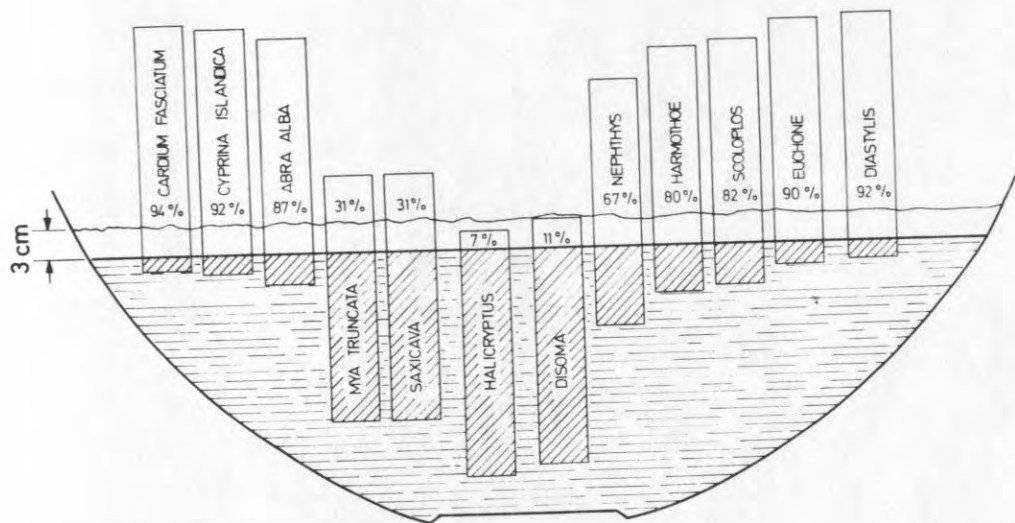


Abb. 82: Siedlungstiefe einzelner Arten in den Wannen (ARNTZ, 197) prozentuales Vorkommen einzelner Arten in der 3 cm dicken Deckschicht und darunter

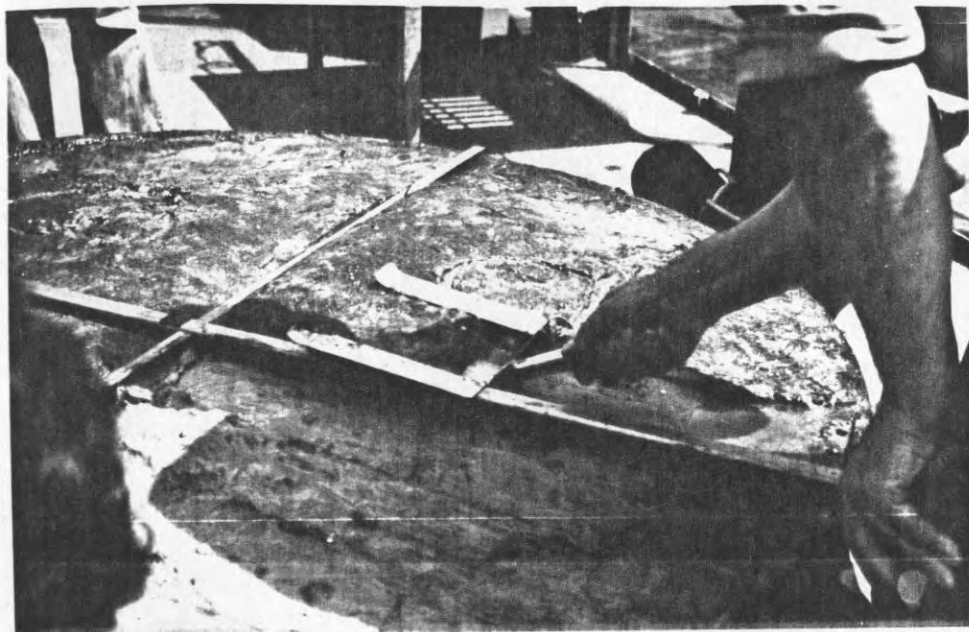


Abb. 83: Entnahme dieser 3 cm dicken Deckschicht

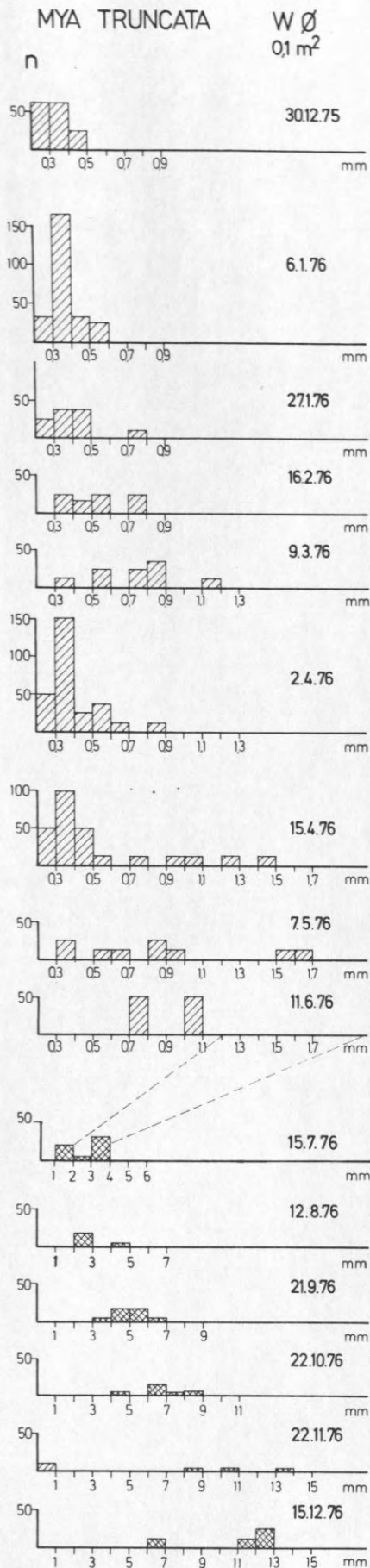


Abb. 84 : Längenhäufigkeit von Mya truncata

N B! Man beachte den Wechsel im Maßstab ab 11. 6. 1976, der aus darstellungs-technischen Gründen nötig ist.

3.5.15 *Zirphaea crispata* (*Pholas crispata*)

Zirphaea bewohnt gemeinsam mit der Bohrmuschel Barnea candida freie Mergelflächen, unterseeische Holz- und Torfvorkommen in unserem Seegebiet. Ihr Vorkommen scheint vorwiegend an submarine Abrasionsplattformen vor Kliffküsten gebunden zu sein (RICHTER & RUMOHR, 1976).

Die Larve von Zirphaea fällt auf durch ihre runde, sphärische Gestalt. Sie trat zuerst auf mit einer Länge von 325 - 350 μ und kam aber auf keinem Substrat über 525 μ Länge hinaus. Die frischen Larven waren anzutreffen bis Februar, vorzugsweise auf den Tischen und dem 19 m Schwebesubstrat sowie ab September bis Januar mit undeutlichem Schwerpunkt im Oktober/November. Eine einzige Zirphaea mit beginnender Dissoconcha wurde gefunden. Die fast kugelförmige Larvenschale war 400 μ lang, in der linken Schale war schon ein Zahn zu finden. Die Farbe war gelblich. Am Vorderende waren schon die beiden Zacken zu sehen, die KÄNDLER (1926) für Pholas spec. beschreibt. Das Hinterende der Schalen bildet eine ovale trichterförmige Öffnung, durch die dann die Siphonen austreten können.

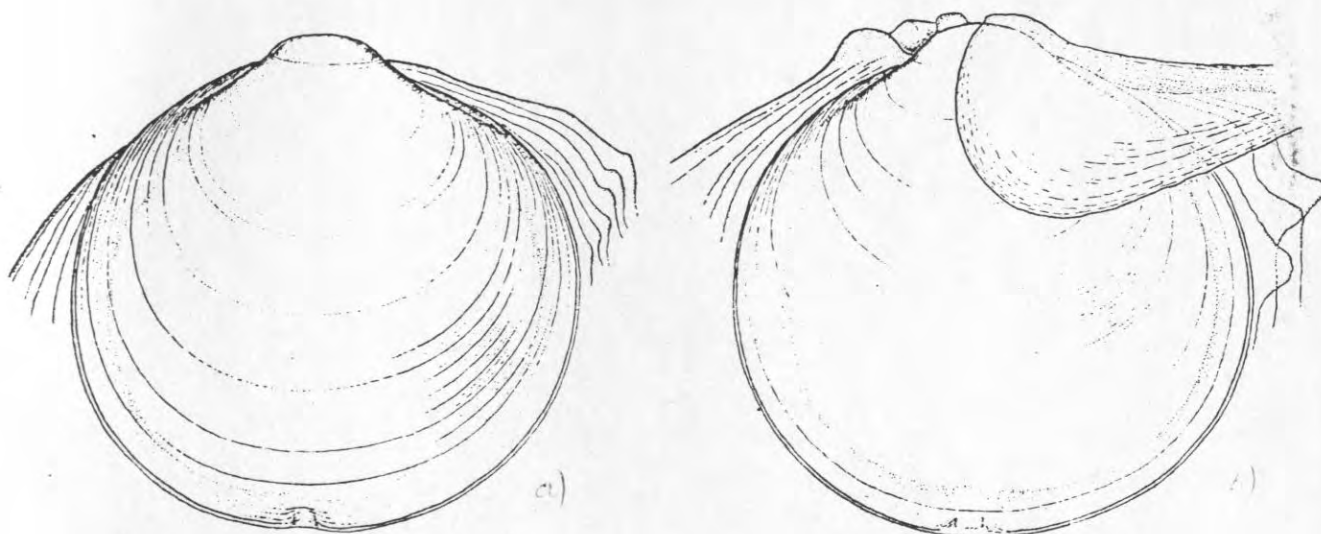


Abb. 85: Larvenschalen von Zirphaea crispata a) und Barnea candida b) (OCKELMANN, unpubl.)

Es kann nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß unter den sehr jungen als Zirphaea angesprochenen Larven auch Barnea-Larven waren, da diese sehr ähnlich gebaut sind und auch die charakteristische Eindellung am unteren Schalenrand haben, aus denen später die Längsfurche in der adulten Schale entsteht.

Barnea ist etwa hundertmal häufiger als Zirphaea in unserem Gebiet (ARNTZ & RUMOHR, 1974). Vorhergehende Versuche mit Schwebesubstraten waren die tongefüllten Wannen fast monotypisch mit Barnea besiedelt, die hier ein auffallend schnelles Wachstum zeigten (RICHTER & RUMOHR, 1976).

JAECKEL gibt ihre Siedlungszeit mit April - Mai für die südliche Nordsee an, RASMUSSEN die für Barnea im Juni - Anfang September mit Schwerpunkt Juli an.

3.5.16 Allgemeine Bemerkungen zur Bestimmung der Polychaeten

Im Gegensatz zu den Bivalviern fehlen bei den Polychaeten ausgeprägte larvale Kennzeichen, die auch nach dem Übergang zum Bodenleben noch erkennbar sind und so die Brücke von larvalen über die juvenilen zu adulten Stadien schlagen helfen. Hier muß man vielmehr den Weg vom Adulten zurückgehen und versuchen, trotz des Fehlens von ausgeprägten Merkmalen den adulten Typ schon zu erkennen. Das ist z.T. sehr aufwendig, verlangt Präparate und ist im Rahmen einer ökologischen Studie nur begrenzt durchzuführen. Hinzu kommt die Färbung mit Bengalrot, die gerade bei den Polychaeten wichtige Unterscheidungsmerkmale verdeckt. Aus diesem Grunde werden einige Gruppen, die mit mehreren Arten vorkommen, nur bis zur Gattung bestimmt. Das betrifft insbesondere die Polynoiden, die Phyllodociden, Nereiden und Nephtiden. Auch bei den massenhaft auftretenden Polydora ist es unmöglich, die schwierige Artunterscheidung nach P. ligni und P. ciliata und womöglich noch nach anderen Arten zu versuchen, zumal nach der Literatur hier ohnehin fließende Übergänge zu beobachten sind (RASMUSSEN, 1973). Einige Arten wurden kaum als juvenile gefunden, obwohl sie als Adulte häufig anzutreffen sind (Euchone papillosa und Spio filicornis). Dies mag die

Grenzen der Bearbeitung aufzeigen. Allgemein jedoch scheint Zuwanderung von den Seiten und aus dem Pelagial (Nereis) nur von untergeordneter Bedeutung zu sein, da alle wichtigen Arten als frühe Bodenstadien angetroffen werden.

Problematisch ist die Längenvermessung, da die meisten Polychaeten eingerollt oder auch zerbrochen sind. Darüber hinaus sind Längenmessungen durch den unterschiedlichen Streckungsgrad der Polychaeten in der Konservierung sehr unzuverlässig. Sie ist, wenn überhaupt, nur bei kleinen und juvenilen Exemplaren anzuwenden, wo die Kontraktionsfähigkeit im Vergleich zur Körpergröße noch gering ist. Es wurden - wenn möglich - Längen und durchschnittliche Breiten auf 0,1 mm gemessen. Wo eine Längenmessung unmöglich war, wurde nur die Breite bestimmt, um ggfs. über ein geometrisches Äquivalent das Gewicht berechnen zu können. Die Möglichkeit, andere charakteristische Körpermaße zu nehmen, z.B. die Breite eines bestimmten Segments oder die Länge einer begrenzten Anzahl von Segmenten, die aber nicht oder nur geringfügig durch Streckung, Einrollung oder Turgor verändert werden, bedarf noch grundlegender Untersuchungen und ist hier nur bei zwei Arten, Pectinaria koreni und Disoma multisetosum, angewandt worden.

3.5.17 Harmothoe spp.

Die Gattung Harmothoe ist von Anfang an auf den bodennahen Substraten vertreten. Die Larven sind schon in sehr frühen Stadien zu erkennen. Allerdings sind die Arten in diesem Stadium nur sehr schwer und mit großem Aufwand zu unterscheiden, so daß die drei vorkommenden Arten H. sarsi, H. imbricata und H. impar unter einer Rubrik Harmothoe spp. aufgeführt werden. Harmothoe ist zusammen mit Polydora die einzige Polychaetengattung, die zu diesem frühen Zeitpunkt der Neubesiedlung schon vorkommt. Bevorzugt wurden offenbar die großen freien Flächen der Bodenwannen 40 cm über dem Boden. Juvenile Stadien treten das ganze Jahr über auf. Doch ist im Juni/Juli eine leichte Häufung zu beobachten, die sich auch über die ganze untere Wassersäule erstreckt. Die Anfangslänge bei Siedlung ist 600 - 800 μ , die zugehörige Breite 300 - 400 μ ohne Borsten. Sie wachsen rasch und gehören im Herbst zu den größten vagilen Räubern, die die Oberfläche wie auch

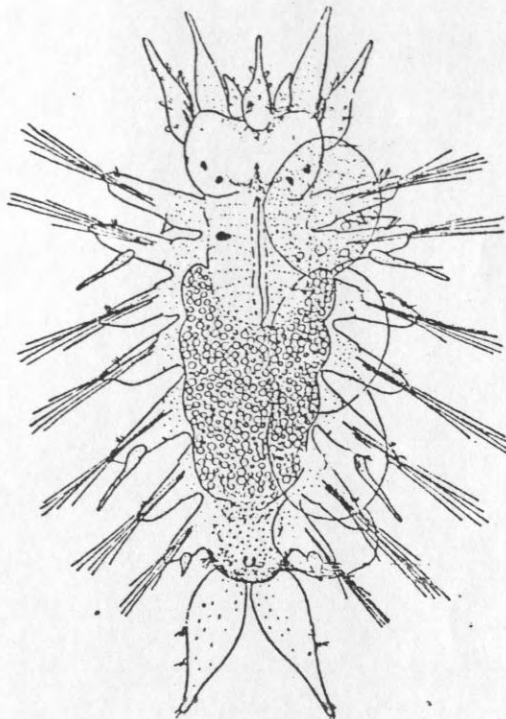


Abb. 86: Älteres (?) Bodenstadium von H. imbricata,
KORN, 1958

die Außenseiten der Behälter absuchen (diese wurden natürlich nicht in den Proben berücksichtigt). Die Maximalgröße nach einem Jahr beträgt 20 mm zu 5 mm Breite (ohne Borsten). In der Totalprobe vom 15.12.1976 ($1,5 \text{ m}^2$) waren 30 H. sarsi und 3 H. imbricata. Ab Juni 1976 gehört Harmothoe zu den ständigen Bewohnern aller Substrate. Der größte Teil ist aus pelagischen Larven herangewachsen, die direkt aus dem Plankton gesiedelt sind und von Anfang an verfolgt werden konnten. Eine Zuwanderung von den Seiten her ist nicht ganz auszuschließen. Die Größenverteilung zeigt aber fast keine einzelnen großen Exemplare. Nun ist man versucht, abzuschätzen, welche Art wann gesiedelt hat. KORN (1958) hat in einer speziellen Studie versucht, dieses Problem zu lösen. Auch seine Ergebnisse sind mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, wenn er statiert, daß H. sarsi im Frühjahr (Ende Februar - Anfang Mai) seine Hauptverbreitungszeit hat, H. imbricata dagegen mehr im Herbst/Winter (Anfang September - Januar/Februar). H. impar liegt nach seinen Angaben im Juni - August. Auch die Größe der Larven überschneidet sich und ist einer Artdiagnose nicht dienlich. Er fand eine Größenabnahme von H. sarsi und H. imbricata zu H. impar. Die Augenstellung ist erst bei älteren Tieren (14 - 15 Segmente) ein Unterscheidungskriterium. Brauchbare Habitusbilder junger Bodenstadien liefert er leider nur für H. imbricata (s. Abb. 86). Seine Größenangaben beim Übergang zum Bodenleben sind durchaus mit unseren Beobachtungen im Einklang.

3.5.18 Pholoe minuta

Ph. minuta ist ein kleiner Sigalionide unseres Gebietes, der aus methodischen Gründen (1 mm-Sieb) meist ganz oder z.T. übersehen wird. Die Auffassung, daß die Fortpflanzung dieses endobenthischen Räubers (HARTMANN - SCHRÖDER, 1971) das ganze Jahr über vor sich geht (THORSON, 1946), ist für unser Gebiet nicht zu bestätigen. Hier konzentrieren sich die Funde der Juvenilen auf den Juni und Juli. Diese messen 300 - 350 μ in der Länge und 200 - 300 μ in der Breite (ohne Borsten) mit 4 - 5 Segmenten, was einer späten Larve entspricht (BLAKE, 1975). Im Dezember waren die größten 3 mm lang und 1 mm breit. Charakteristisch sind die abgeknickten Borsten, die Pholoe von anderen Polynoiden

unterscheiden. BLAKE (1975) beschreibt die Larvalentwicklung anhand von Kulturversuchen. Demnach haben wir offenbar schon Metatrochophoren auf unseren Substraten gefunden, wenn man die o.a. Längenangaben mit seinen vergleicht.

Auch RASMUSSEN (1973) fand die Hauptverbreitungszeit von Pholoe im Isefjord in den Monaten Juni - Mitte August. Er bestätigt auch die pelagische Entwicklung, die bis dahin umstritten war.

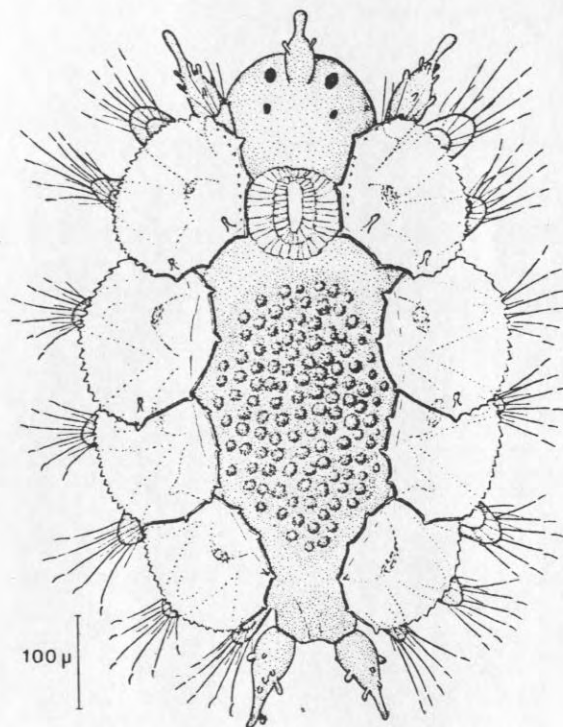


Abb. 87: Metatrochophora von Pholoe minuta (BLAKE, 1975)

3.5.19 Eteone spp. (longa/barbata)

Eteone longa stellt an ihre Umwelt keine besonderen Anforderungen, besiedelt alle möglichen Substrate von Kies, Schill über Feinsand zu Schlamm und ist auch im Hinblick auf den Salzgehalt des Wassers nicht besonders anspruchsvoll (bis 9 ‰).

Eteone (Mysta) barbata dagegen besiedelt nur schlickige und sandig-tonige Substrate (HARTMANN - SCHRÖDER, 1971). Beide Arten kommen im ersten Versuchsjahr vor. Ihre Trennung, besonders im juvenilen Stadium, ist sehr schwierig und aufwendig. Daher wird die Gattung Eteone hier als Einheit behandelt. Ihre Juvenilen treten zuerst im April auf den Wannen in mäßiger Häufigkeit auf. Im Mai ist die Hauptsiedlungszeit. Danach sind nur noch vereinzelt Postlarven in Bodennähe zu finden. Ab Juni sind sie auf allen Substraten beständig in mäßiger Häufigkeit zu finden. RASMUSSEN beschreibt die Siedlungszeit von E. longa ebenfalls für den Mai.

Ihre Häufigkeit in der Gesamtprobe (Dezember) ist 4 Ind./0,1 m². Längenmessungen waren sehr problematisch, da Eteone wie alle anderen Phyllodociden in der Regel zerbrochen in die Bearbeitung gelangten. Die Größe des ersten Auftretens war 0,7 - 0,9 mm in der Länge und 0,2 mm Breite. Die Häufigkeit hierbei war 150 - 250 Ind./0,1 m².

3.5.20 Anaitides mucosa

A. mucosa ist ein vagiler Räuber aus Aufwuchszonen, kommt aber häufiger auf schlickigen Böden mit Sand, Schlick und Steinen vor. SACH (1975) hat die Fortpflanzung bis zur Trochophora beschrieben.

Anaitides taucht zuerst im Mai auf den Wannen auf und ist 1,2 mm lang bei einer Breite von 0,3 mm. Der kleinste Fund ist im Juli mit 0,6 mm Länge und 0,1 mm Breite. Die durchschnittliche Größe beim Übergang zum Bodenleben scheint 1 - 1,5 mm zu sein, bei einer Breite von 0,2 - 0,3 mm. Im September findet auf allen bodennahen Substraten eine kräftige Besiedlung statt mit einer Anfangsdichte von 100 - 200 Ind./0,1 m². Das Wachstum läßt sich leider z. Z. nicht darstellen, da die meisten Würmer zerbrochen sind und sich eine enge Längen/Breiten-Beziehung nicht herstellen läßt. Ab 1 mm

Breite variiert die zugehörige Länge zwischen 12 und 40 mm! Wie sich aus wenigen intakten Exemplaren ersehen läßt, findet aber ein rasches Wachstum statt und im Dezember sind in der Gesamtprobe noch 7 Ind./0,1 m², was die 4. Stelle in der Rangfolge der Polychaeten ist.

Wenn im Oktober auch alle Substrate von Anaitides besiedelt waren, so liegt auf die Dauer sein Schwerpunkt auf den bodennahen Substraten.

3.5.21 Nephtys spp. (N. ciliata, N. caeca/longosetosa, N. hombergi ?)

Würmer der Gattung Nephtys sind häufige und beständige Bewohner der Kieler Bucht und stellen ein wichtiges Fischnährtier dar (ARNTZ, 1971). Während N. ciliata die feinkörnigen bis schlickigen Böden bevorzugt, ist N. caeca und N. longosetosa mehr auf gröberem Untergrund anzutreffen. Eine Trennung dieser beiden Arten scheint zumindest in der Kieler Bucht nicht ohne weiteres möglich (ALHEIT, 1978, 1979). N. hombergi kommt auf allen Sedimenttypen vor. Nephtys ist ein vagiler Räuber, der in den oberen Sedimentschichten wühlt und auch auf dem Sediment zu finden ist. Nach Beobachtungen von OCKELMANN (pers. Mitt.) greift Nephtys seine "Opfer" von oben an. Dies sind neben Polychaeten z.T. auch der eigenen Art, oft auch Muschelbrut und die Cumaceen Diastylis (SCHEIBEL, pers. Mitt.). Einzelne Arten waren im postlarvalen und juvenilen Zustand unmöglich zu trennen, so daß die Gattung Nephtys zusammengefaßt behandelt wird.

Postlarven treten zum ersten Mal im März in den Wannen in Erscheinung mit einer Länge von 0,7 mm und 0,2 mm Breite. Bis August sind dann ständig Postlarven auf den beiden untersten Substraten zu finden. Auf den Schwebesubstraten ist Nephtys selten. Nur im April - Mai sind vereinzelt Postlarven zu finden und im November eine gestrandete Metatrochophora mit 350 µ Länge und 3 - 4 Segmenten. Eine Entwicklung läßt sich nur auf den bodennahen Substraten verfolgen. Hier ist Nephtys ab Juli ständig mit Häufigkeiten von 50 - 100 Ind./0,1 m² anzutreffen.

Der erste Besiedlungsschub ist im April (B, W), während ein zweiter, schwächerer, im Juli folgt. Das Ansteigen der Zahlen im Januar (B) deutet auf einen neuen Schub hin, nur ist die zugrunde liegende Probe mit 20 cm^2 etwas klein, um hier sicher auf $0,1 \text{ m}^2$ hochrechnen zu können. Welcher Schub welcher Art zugerechnet werden kann, ist schwer zu beantworten. RASMUSSEN (1973) gibt die Larvenfallzeit für N. caeca für November - April an mit Schwerpunkt Dezember - Januar; die für N. hombergi im September. N. hombergi wurde aber adult nicht gefunden (ALHEIT, 1979), was nicht ausschließt, daß dennoch Larven vorhanden waren. THORSON (1946) gibt für die Larven von N. ciliata Winter und Frühjahr als Hauptzeit an. Außer für N. hombergi würden diese Angaben unseren Befunden nicht widersprechen.

Die Tiere wachsen sehr rasch. Nach einem halben Jahr haben sie eine Länge von 1 cm erreicht und im Winter 2 cm bei Maximalwerten von knapp 4 cm. Hier geht aber die Kontraktion der Tiere während der Fixierung als Unsicherheit ein. In der Gesamtprobe (Dezember, $1,5 \text{ m}^2$) war Nephtys nach Disoma der zweithäufigste Polychaet mit einer Dichte von $24 \text{ Ind./}0,1 \text{ m}^2$ (1 000 μ Siebfraktion).

ALHEIT (1979) hat neben langjährigen Probenserien aus der Kieler Bucht die Nephtys von den großen Versuchswannen ab Dezember 1976 untersucht. Er fand nur die Arten N. ciliata und N. caeca/longosetosa. Anhand der maximalen Körperbreite konnte er das Wachstum verfolgen. Dieses war in den Wannen wesentlich schneller als in der Kieler Bucht. Zudem waren die Kiefer, die neuerdings zur Altersbestimmung herangezogen werden (OLIVE, 1978) länger und sehr spitz, was auf geringe Abnutzung schließen läßt: Dies wird normalerweise nur bei Juvenilen in natürlichen Populationen gefunden.

Unsere Deutung dieser Beobachtung ist, daß der Räuber Nephtys in einer jungen Gemeinschaft agieren kann, deren Glieder zart und dünnchalig sind, so daß seine Kiefer weniger strapaziert werden als in freier Wildbahn.

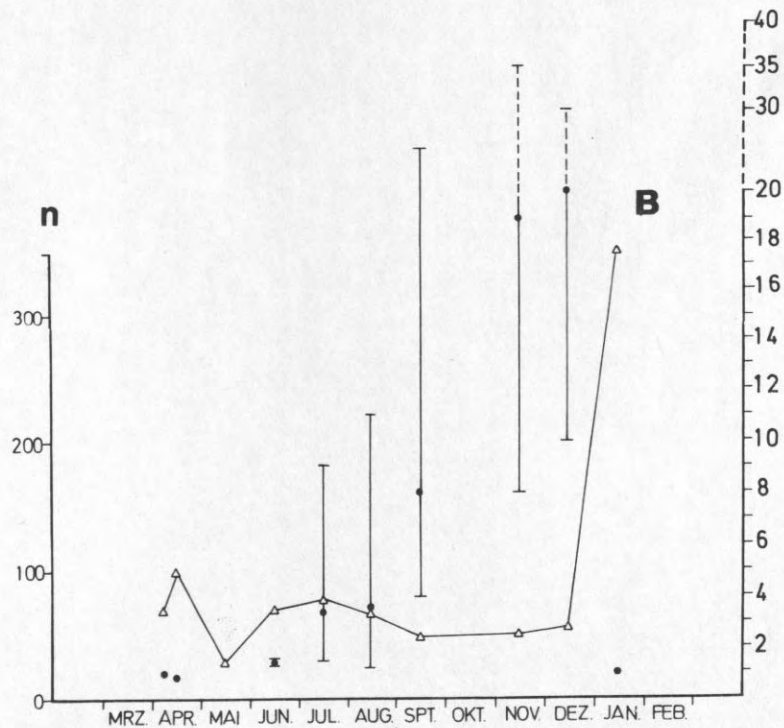
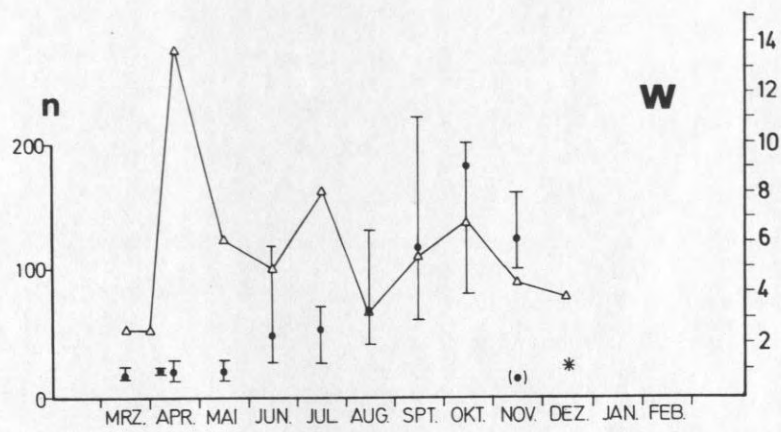
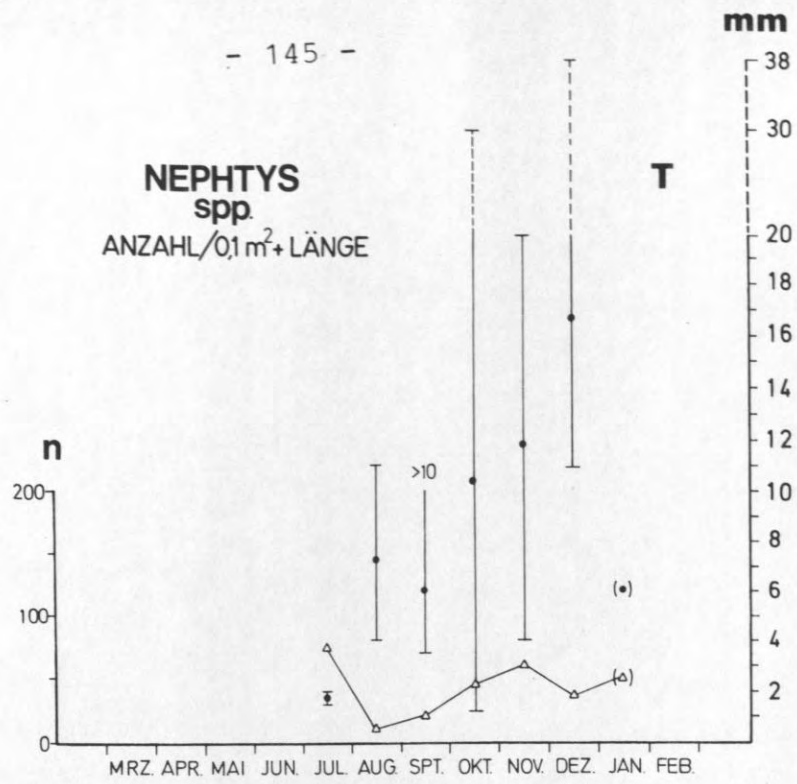


Abb. 88 : Anzahl/0,1 m² und mittlere Länge + Extremwerte von Nephtys spp.

3.5.22 Polydora sp. (P. ciliata, ligni)

Polydora ist ein opportunistischer Polychaet, der unter "normalen" Umständen in tieferen Gebieten der Kieler Bucht keine besondere Bedeutung hat, bei Störungen des Systems, z.B. nach O₂-Mangelercheinungen o.ä. aber massenhaft in Erscheinung treten kann. Die Auftrennung nach verschiedenen Arten war wegen der extrem hohen Dichte und des z.T. sehr schlechten Erhaltungszustandes der Würmer in den Röhren nicht möglich. Polydora ciliata wurde aber mit Sicherheit gefunden. Es ist durchaus möglich, daß angesichts der Siedlungsweise auf Weichböden auch P. ligni beteiligt war. P. ligni ist P. ciliata so ähnlich, daß RASMUSSEN (1973) wegen der fließenden Übergänge bei den Bestimmungsmerkmalen beide Arten als eine Art ansieht mit bohrender (ciliata) Lebensweise und Ansiedlung auf Weichböden (ligni).

Die Larve von Polydora und anderen Spioniden ist exemplarisch von HANNERZ (1956) beschrieben worden, so daß sich hier eine Wiederholung erübrigt. DARO & POLK (1973) beschreiben detailliert die Entwicklung der Jugendstadien zu einer Population. Hierauf wird weiter unten noch eingegangen.

Im Experiment war Polydora der erste Polychaet, der regelmäßig angetroffen wurde. Die Zahlen waren allerdings im Anfang noch so gering, daß Taucher die Substrate im April noch als "unbesiedelt" ansahen; erst im Juli waren sie auch für das bloße Auge als besiedelt anzusehen. Der starke Besiedlungsschub tritt zuerst im April auf den Tischen in Erscheinung (die Schwebesubstrate wurden an diesem Termin nicht besammelt). Im Juni sind dann alle Substrate massenhaft sowohl von Postlarven als auch von Juvenilen besiedelt. Die Dichte erreicht hier Werte bis 400 000 Ind./m². Am Boden und auf den Wannen ist sie allerdings geringer mit 80 - 100 000/m². Im Juli ist das Maximum schon überschritten und ein Zusammenbruch deutet sich insbesondere auf den Wannen an. Hier hatte die Massenzunahme auch schon früher begonnen (Abb. 27) Die Larvendichte auf den Schwebesubstraten bleibt noch bis August hoch. Dann sinkt sie auch ab und im Januar 1977 sind nur noch wenige Postlarven anzutreffen.

Im zweiten Jahr der Exposition wurde im späten Frühjahr ein wesentlich schwächerer Besiedlungsschub von Polydora beachtet.

Auf gleichzeitig neu ausgebrachten Substraten war die Dichte aber zumindest vom Augenschein her wie im ersten Jahr (WITTIG, in Vorb.).

Neben den Substratflächen sind vom ersten massenhaften Auftreten bis nach dem Zusammenbruch der Polydorabesiedlung auch alle anderen zur Verfügung stehenden freien Flächen wie Behälterränder und -außenseiten sowie der Algenfangzaun und der Strömungsmesser mit einem dichten Polydora-"Rasen" überzogen.

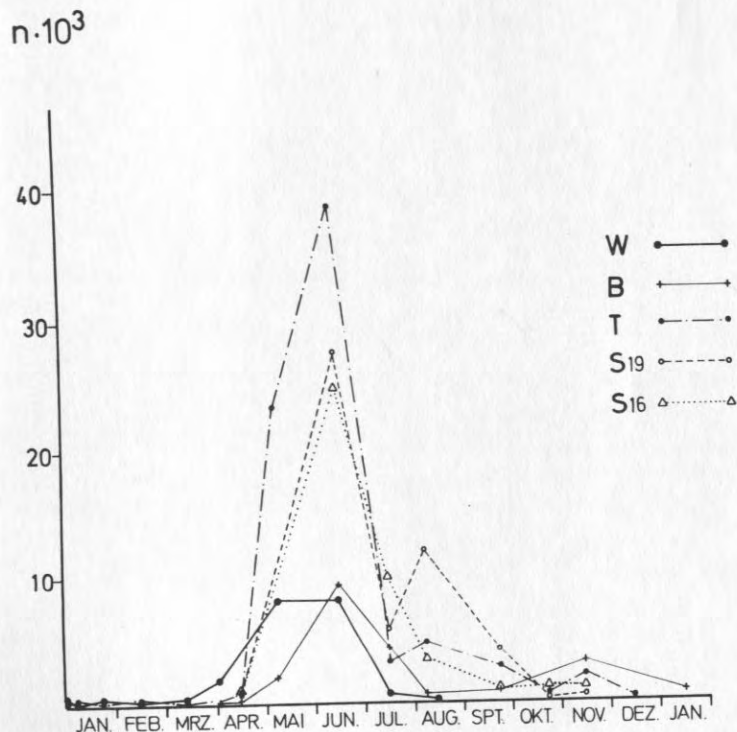


Abb. 89: Abundanz pro $0,1 \text{ m}^2$ von Polydora sp. auf den fünf Versuchssubstraten

Im Frühjahr wurden zeitweise noch planktische Larven in den Proben gefunden von $0,3 - 0,4 \text{ mm}$ Länge mit langen Setae. Ein Wachstum ließ sich nicht verfolgen, da immer wieder neue

Polydora siedelten. Zudem erschien der immense Zeitaufwand nicht angebracht, alle Würmer aus ihren Röhren zu präparieren. Für grobe Größeneinteilungen reichte das durchscheinende Bild der gefärbten Würmer in ihren Röhren.

Im Mai - Juni (W), August (B, S₁₆), Oktober (T) sowie im November (B) wurden Eier in Polydora-Röhren beobachtet. Jeweils 5 - 15 gestielte Kapseln mit 10 - 20 Eiern von etwa 100 µ Durchmesser konnten beobachtet werden. Betrachtet man die Hauptsiedlungszeiten auf den einzelnen Substraten, so folgen die Eifunde 4 - 8 Wochen später, d.h., daß Polydora sich im Experiment fortpflanzt und vom Beginn des Auftretens bis zu ihrem Verschwinden mindestens drei Generationen produziert. DARO & POLK (1973) haben die kürzeste Dauer der Generationszeit von Polydora mit 6 Wochen gefunden.

In Polydora-Röhren wurden auch Polychaeten der Gattung Eteone und Anaitides gefunden. Eteone war in den Röhren immer eingeknickt, um auf dem gleichen Weg wieder herauszukommen. Ich nehme an, daß diese Funde Ausdruck räuberischer Aktionen gegen Polydora sind.

Auf UW-Fotographien zeigt sich sehr schön, wie der dichte Polydora-Rasen aus dem Substrat heraus von nachwachsenden Mollusken (Saxicava) verdrängt wird. Abb. a) zeigt den Polydora-bewuchs auf S₁₆ im Juni 1976. Vier Wochen später ist er bereits von Muschelsiphonen durchsetzt, die anzeigen, daß die Muscheln nicht nur um Nahrung mit Polydora konkurrieren, sondern auch deutlich zunehmend Platz für sich beanspruchen (Abb. b). Ein Jahr später ist dann die Polydora Population bis auf Reste verdrängt. An dieser Auslöschung sind aber auch noch andere Faktoren beteiligt, wie Zehrung durch räuberische Polychaeten, hohe Mortalität und verhinderte eine neue Ansiedlung von Larven in der inzwischen entwickelten Gemeinschaft.

DARO & POLK (1973) beschreiben, wie Polydora mit seinen Palpen Sinkstoffe aus dem Wasser direkt zu sich herabfächelt und unter sich anreichert. Diese Schlammschicht kann gegen Ende des Jahres bis zu 50 cm mächtig sein; aber nur die obersten cm werden von Polydora besiedelt. Irgendwann wird dieses System instabil und die

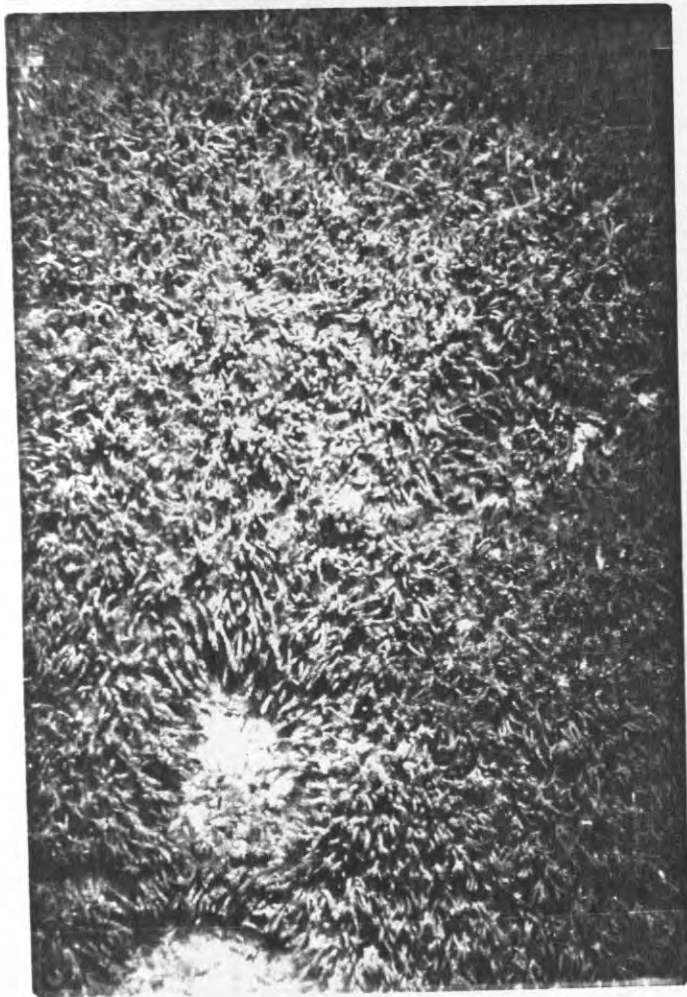


Abb. 90: monotypischer Polydora-Rasen auf S₁₆
im Juni 1976
(Ausschnitt H 15 x 23 cm)

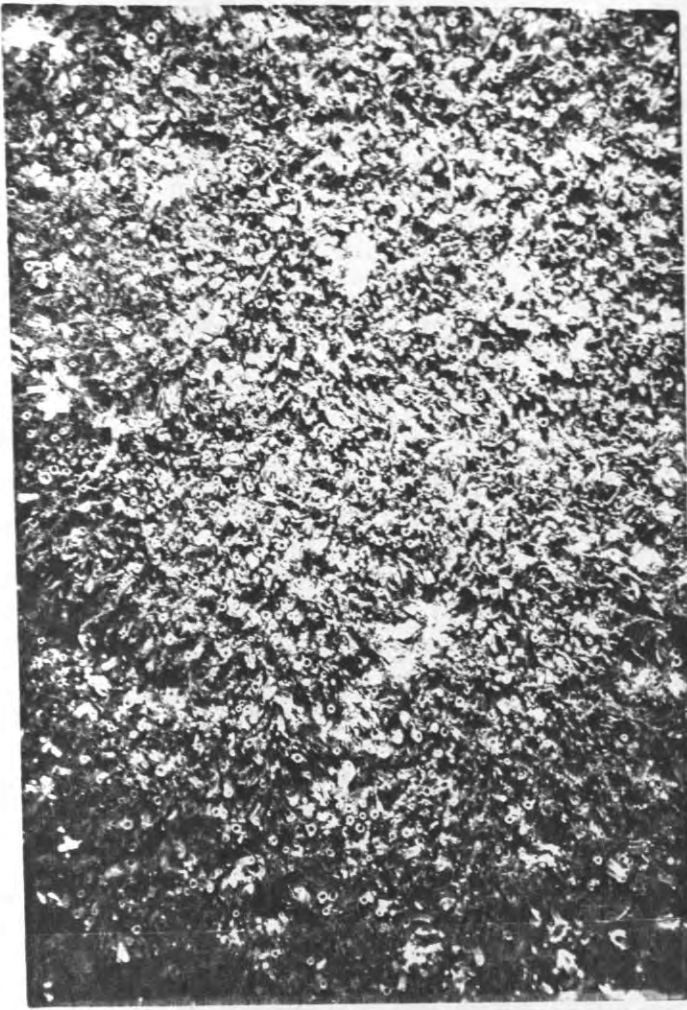


Abb. 91: Polydora-Rasen mit Siphonen
von Saxicaca im Aug. (?) 1976

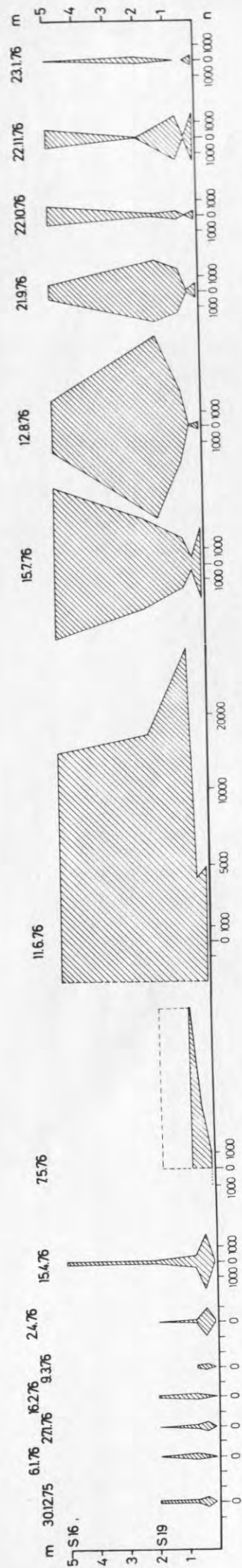


Abb. 92: Larvendichte von Polydora/0,1 m² und deren Tiefenverteilung

Polydorapopulation fällt in großen Placken ab und macht Raum frei für nach ihr kommende Siedler. Der gleiche Vorgang wurde auch im Benthosgartenexperiment beobachtet. Wenn auch hier die akkumulierte Menge an Feinpartikeln nicht so groß war, so wurde doch deutlich, daß Polydora Detritus ansammelt und an die von ihr besiedelten Flächen bindet.

2 Vor dem Hintergrund des Besiedlungsablaufes kann man dies deuten als Vorbereitung des Substrats für nachkommende Arten. Der Boden, der anfangs völlig frei von organischer Substanz war, wird über das Maß der natürlichen Sedimentation hinaus mit organischer Substanz angereichert - gedüngt -, die wiederum Nahrungsgrundlage für Bakterien, Meiofauna und Teile der Makrofauna ist.

3.5.23 Disoma multisetosum (Trochochaeta multisetosa)

Disoma, ein Bewohner von schlickigen Substraten, baut ihre lappigen, etwas abgeflachten Röhren aus Schlick. Diese im Prinzip U-förmigen Röhren sind reich gegliedert mit z.T. sehr vielfältigen Anastomosen, d.h. Querverbindungen zwischen zwei Hauptröhren. Es wurden bis zu sieben dieser Querverbindungen gezählt. Die Enden der Röhren ragten auf den großen Versuchswannen meist 3 - 5 cm über das Substrat hinaus.

Die jungen Bodenstadien erscheinen im Mai mit sehr wenigen Exemplaren am Boden und auf den Wannen. Im Juni scheint die Hauptsiedlungszeit zu liegen. Siedlungsschwerpunkt ist hier auf den Tischen mit über 400 Ind./0,1 m². Die Larvenhäufigkeit auf den anderen Substraten liegt bei 100 Ind./0,1 m². Im Juli werden auch die Schwebesubstrate besiedelt. Die Juvenilen von Disoma kommen mit einer Gesamtlänge von 1,2 - 2 mm, die Kopfbreite ist hierbei 0,2 - 0,4 mm. Die Abundanz hat sich bis Dezember auf etwa 30 Ind./0,1 m² reduziert, was aber immer noch einen sehr dominanten Rang bedeutet. Disoma ist im Dezember in der Gruppe der Polychaeten an zweiter Stelle, was die Biomasse betrifft und an erster Stelle, was die Abundanz betrifft. Hier wird sie insgesamt nur noch von Abra übertroffen.

HANNERZ (1956) gibt eine ausführliche Beschreibung der Larvalentwicklung. Abweichend von seinen Abbildungen haben die jungen Bodenstadien aber meistens einen noch breiteren "Kopf", der mit seinen Querleisten einer Gardeuniform des letzten Jahrhunderts nicht unähnlich ist.

Zur Angabe von HARTMANN - SCHRÖDER (1971), daß Disoma ihre Röhren auf dem Sediment liegend baut, ist zu fragen, ob die Autoren Disoma je in situ studiert haben. Unseres Erachtens ist dies ein Ergebnis von Beobachtungen im Probennehmer, zumeist wohl Bodengreifer, wo sich die sonst aufrechtstehenden Röhren an den Boden gelegt haben (s.o.).

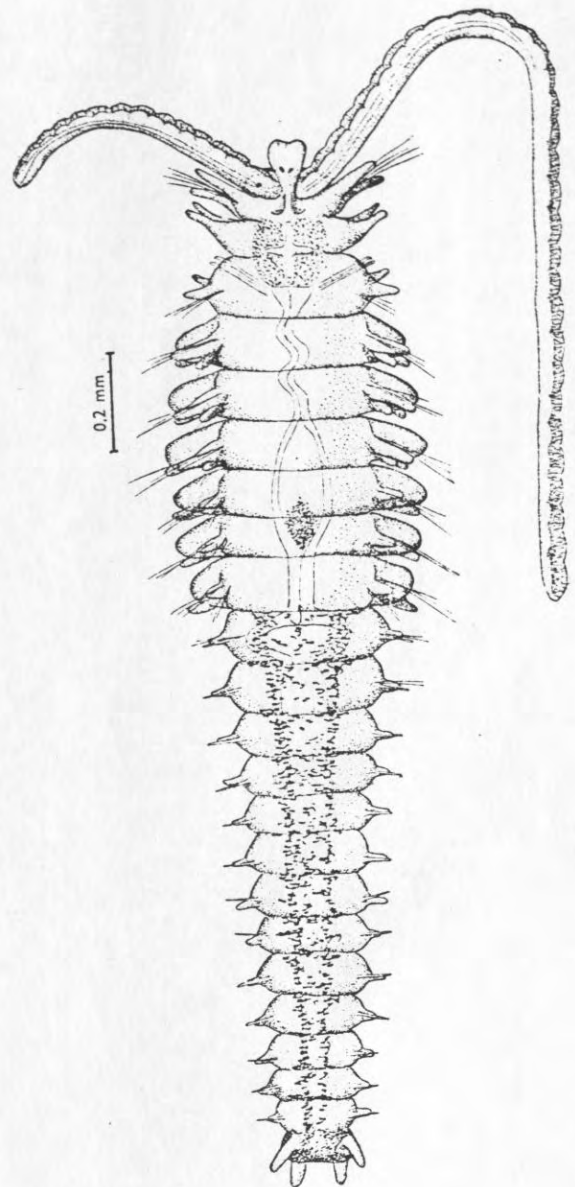
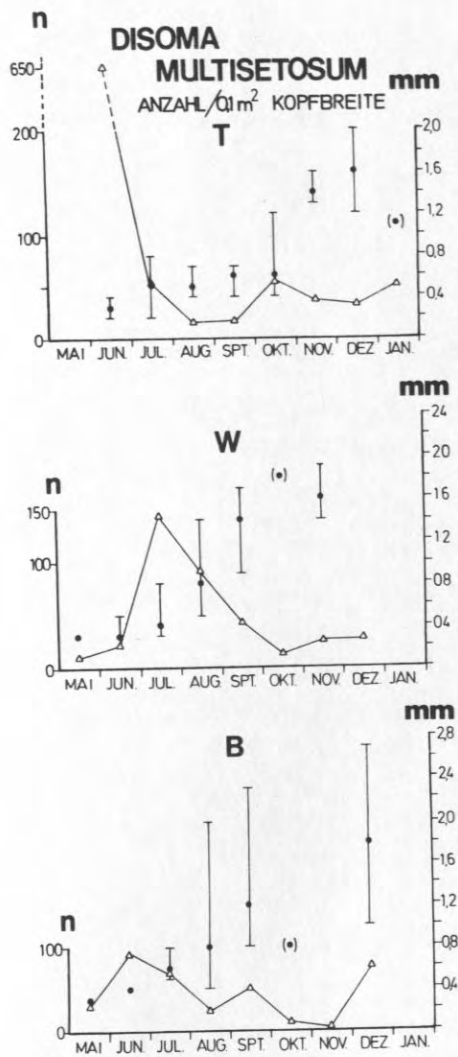


Abb. 93: Abundanz pro 0,1 m² und Zunahme der "Kopfbreite" von Disoma multisetosum auf den bodennahen Substraten

Abb. 94: Junges Bodenstadium von Disoma multisetosum (HANNERZ, 1956)

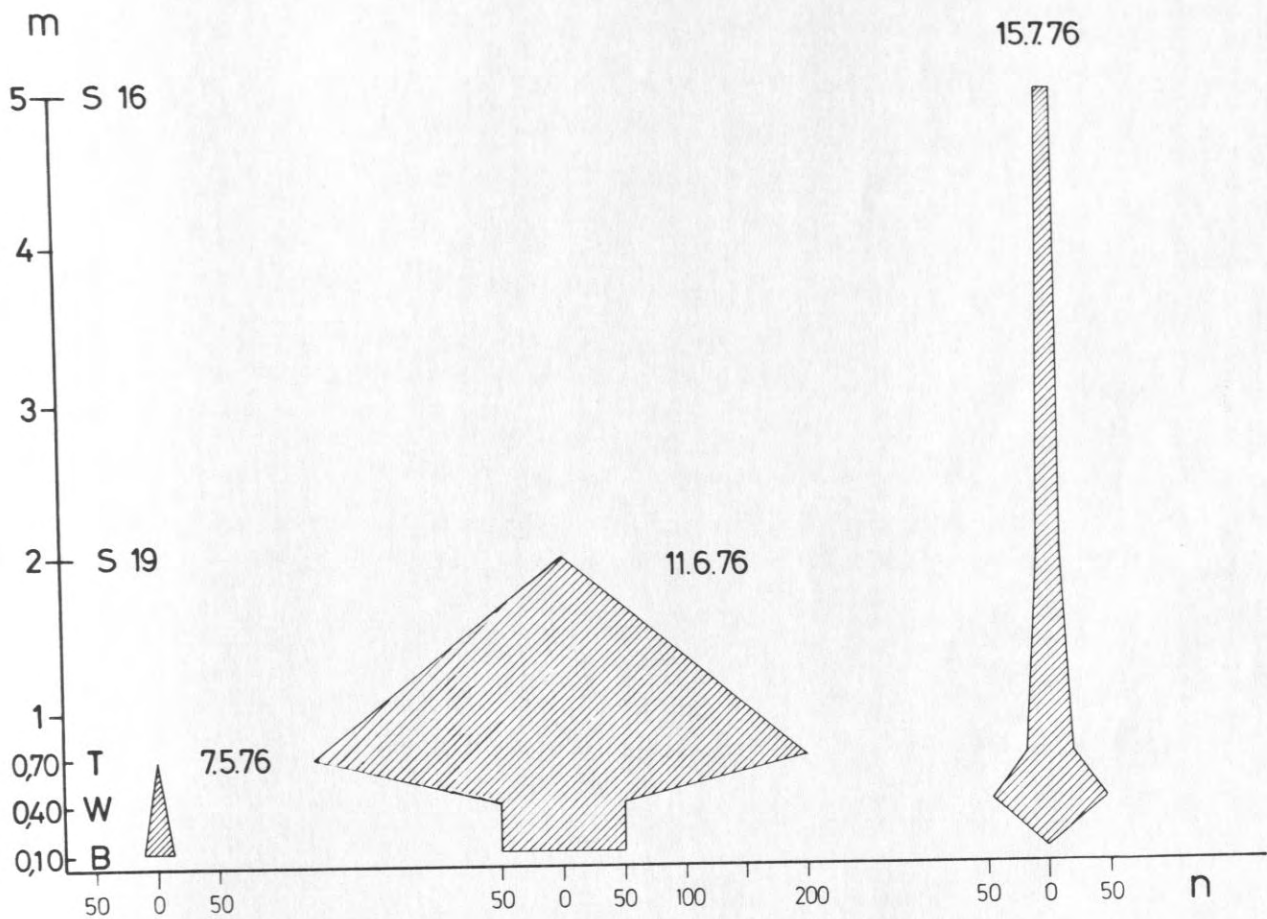


Abb. 95: Larvendichte pro $0,1 \text{ m}^2$ von Disoma und deren Tiefenverteilung auf den Versuchssubstraten

3.5.24 Seltene Polychaeten

Einige Polychaetenarten kommen nur in Einzelexemplaren vor. Vom vorwiegend das Flachwasser bewohnenden Art Arenicola marina kann man annehmen, daß die eine Postlarve von 300 μ Länge, die sich im Februar auf eine große Versuchswanne verirrt hat, dort kaum eine Chance gehabt hätte. (Nur im Fehmarnbelt ist A. marina auf 20 m häufig, siedelt nur zu tief, um sie im Greifer zu erfassen.) Allerdings ist die Größe des gefundenen Exemplars weit unter THORSONs Angabe für junge Bodenstadien (mm-Bereich). Auch der Einzelfund von Ampharete sp. (wahrscheinlich A. finnmarkica) (B) läßt keine weiteren Schlüsse zu. Ampharete ist ein seltener Bewohner der Kieler Bucht (KÜHLMORGEN-HILLE, 1963). Postlarven von Terebellides stroemi sind in keinem Falle gefunden worden. Dennoch tritt er im Juli und im Dezember/Januar in Erscheinung. Sein Vorkommen nur in Bodennähe unterstützt THORSONs Annahme, daß keine pelagische Verbreitung stattfindet.

Castalia punctata, dessen Larvalentwicklung von BANSE (1956) beschrieben wurde, tritt als Postlarve nur im April (B) und Juni/Juli (W, T) vereinzelt in Erscheinung. Im Oktober wurde ein Exemplar von 8 mm Länge in einer Disoma-Röhre mit Eiern gefunden. Die Anzahl in der Gesamtprobe (Dezember 1976) betrug 6 Exemplare/1,5 m².

3.5.25 Pherusa plumosa

Pherusa plumosa, ein hemisessiler Lieger auf Sand, Schlick und Mischböden, sucht vorzugsweise auch Lücken zwischen Algendetritus, Schlacken und sonstigem Material auf. Ihre Nahrung besteht aus Detritus, und sie selbst ist ein wichtiges Fischnährtier. Nach THORSON (1946) ist über die Reproduktion nichts bekannt. Nach unseren Funden kommt Pherusa im August vereinzelt auf den Wannen vor und im November dann auf allen Tiefenstufen. Die Postlarve ist leicht am Habitus zu erkennen, der mit den vorstehenden Borsten an den adulten Typ erinnert. Sie kommen mit 1 mm Länge und 0,4 mm Breite auf die Substrate, vereinzelt aber auch kleiner (0,5 - 0,7 mm lang und 0,2 mm breit). Die Maximalgröße beträgt 22 mm (November). Die Art ist trotz hoher Rekrutenzahl im Jahre

1976 erst im Laufe von 1977 ständiges Glied der Gemeinschaft. Die Gesamtzahlen der Besiedlung auf allen Tiefenstufen für $0,1 \text{ m}^2$ sind:

Oktober	211
November	332
Dezember	17 (1 000 μ Probe, keine in gr.Versuchsw.)
Januar	457 (Schwerpunkt auf den Schwebesubstraten)

3.5.26 Scalibregma inflatum

Scalibregma inflatum, ein Substratfresser von Schlicksand und reinen Schlickböden, gehört zu den selteneren Besiedlern der Substrate. Ihre Postlarven sind im Juli auf allen Tiefenstufen mit Ausnahme des höchsten Schwebesubstrates zu finden mit einer Häufigkeit von 35 Ind./ $0,1 \text{ m}^2$. Im August sind sie auch auf S_{16} . Dort sind sie auch im November noch häufiger (50 Ind./ $0,1 \text{ m}^2$). Die Größe zum Zeitpunkt des Siedelns beträgt 1 - 3 mm Länge und 0,4 - 0,6 mm Breite der "Keule". Die größte beobachtete Länge war 4,5 mm bei einer Breite von 0,8 mm. In der Gesamtprobe vom Dezember sind 2 Ind./ $0,1 \text{ m}^2$ zu finden. KÜHLMORGEN-HILLE (1963) fand die kleinsten (2 - 4 mm) im September, was mit unseren Daten gut korrespondiert. THORSON hatte sie auch in seinen bottle-collectors 2 m über dem Boden zwischen Juli und August, glaubt aber nicht an ein pelagisches Stadium. Ob das anhand unserer Funde 5 m über dem Boden noch zu vertreten ist, sei dahingestellt.

3.5.27 Pectinaria koreni

Pectinaria, ein häufiger, aber starken Fluktuationen unterworfenen Polychaet, bewohnt vorzugsweise sandige Böden der Kieler Bucht. Er geht aber auch unter Reduktion seiner Häufigkeit in schlickige Gebiete. Im Experiment zeichnet sich Pectinaria aus durch ein schlagartiges Auftreten der Larven, die offenbar aus einem oder mehreren massiven Laichschüben stammen müssen.

Auf den Schwebesubstraten beginnt Pectinaria mit relativ niedrigen Anzahlen/0,1 m² im Juli, um dann im September vergleichbare Häufigkeiten wie in Bodennähe aufzuweisen. Als Größenmaß wurde die Breite der Kopfplatte (CPW = cephalic plate width) gewählt, die im Gegensatz zu anderen Maßen mit dem Gewicht und Energiegehalt des Tieres eine reproduzierbare Korrelation bildet. Dies wurde von NICHOLS (1975) für P. californiensis nachgewiesen. Diese CPW ist auf den Schwebesubstraten anfangs 200 µ, während sie auf den bodennahen Substraten mit 250 - 350 µ beginnt. Die larvale Röhre ist auf den Schwebesubstraten z.T. noch vollkommen ohne Sandkörner, während in Bodennähe schon 1/3 dieser Röhrenlänge mit Sandkörnern hinzugebaut wurde. Die Larvalröhre hat eine Länge von 1,5 mm. Auf den Bodensubstraten war die Sandröhre inclusive der noch anhaftenden Larvalröhre 2 - 3 mm. Die Larvalröhre wird dann bald abgestoßen. Dies alles unterstützt die Vermutung, daß auch hier, wie bei den Mollusken, das allmähliche Absinken der Larven mit zunehmender Größe abgebildet wird. Die Abundanzen fallen dann ab und im Januar ist Pectinaria hier bis auf wenige Überbleibende verschwunden. Die CPW steigt bis Oktober/November noch an und fällt dann ab, was auf verstärkte Mortalität der älteren Exemplare schließen läßt.

Auf den bodennahen Substraten beginnt Pectinaria mit hohen Abundanzen (150 - 430 Ind./0,1 m²), die dann aber rapide abfallen - ein Zeichen für hohe Mortalität - und im Dezember ist Pectinaria auch hier nahezu verschwunden. In der Gesamtprobe sind noch 6 Exemplare auf 1,5 m² zu verzeichnen.

Die Zunahme der CPW ist hier nicht so stark. Sie enden alle bei 0,8 mm (am Boden 1,05 mm). Pectinaria zeigt in unserem Versuch seine Möglichkeiten, mit hohen Rekrutenzahlen freie Räume zu besiedeln und - wenn die Bedingungen dem zuträglich sind - auch den vorhandenen Raum zu nutzen. Dies hat NICHOLS (1977) für die westliche Ostsee gezeigt, wo sich sehr gute bis sehr schlechte "Pectinaria-Jahre" ablösten. Er begründet diese Fluktuationen mit hydrographischen Einflüssen, insbesondere mit O₂-Mangelercheinungen. Da diese - zumindest längerfristig nicht registriert wurden - muß man nach einer anderen Lösung suchen, die in der Konkurrenz mit Abra alba liegen kann. Beobachtungen aus Freilanduntersuchungen deuten darauf hin, daß in Jahren, wo Abra schwach

PECTINARIA KORENI

ANZAHL/0,1 m²
CPW (cephalic plate width)

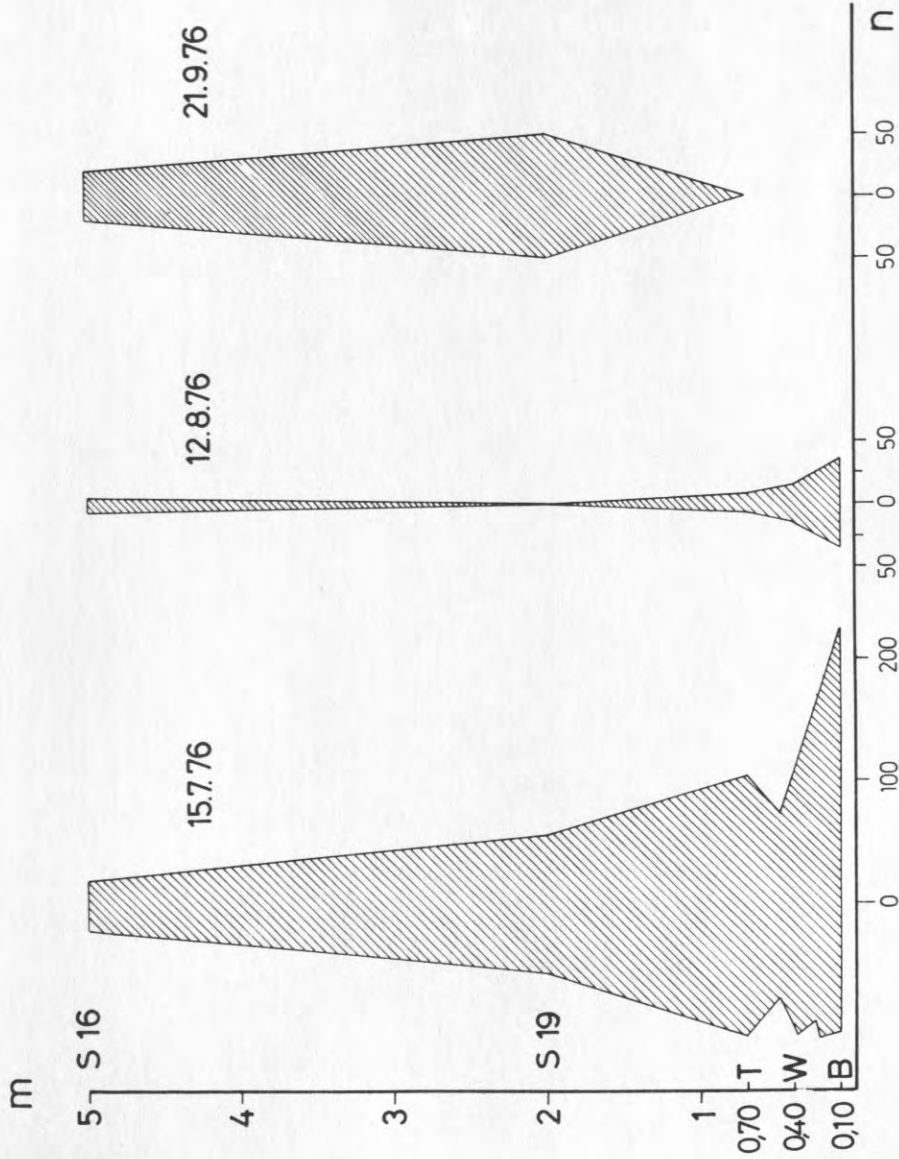
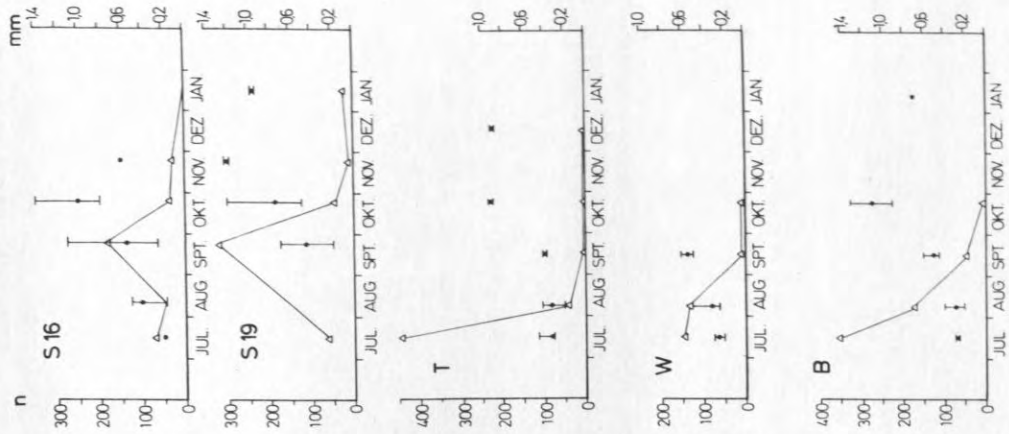


Abb. 97: Anzahl von *Pectinaria koreni*/0,1 m² (Δ) und Zunahme der CPW (●) (cephalic plate width)

Abb. 96: Larvendichte von *Pectinaria koreni* und deren Tiefenverteilung

ist oder ganz fehlt, Pectinaria massenhaft vorkommt. Dies läßt sich aber nur durch Zeitreihenanalysen klären, wie sie zur Zeit vorgenommen werden.

NICHOLS berichtet von Rekrutierung im Spätsommer bis Herbst und einem ständigen Auftreten von einzelnen Juvenilen. RASMUSSEN (1973) gibt die Siedlungszeit für Juni - Mitte September an. HARTMANN-SCHRÖDER (1971) beschreibt die Reproduktionszeit für die Monate Mai - August und vermutet, daß Pectinaria gewöhnlich nach dem Abbläichen, d.h. nach einem Jahr, abstirbt. Dies wird auch durch die Beobachtungen von KÜHLMORGEN-HILLE (1963) bestätigt. BANSE (1955) gibt aufgrund von Larvenfängen für Pectinaria eine Laichzeit von Juni - November an.

Zusammenfassend läßt sich für Pectinaria koreni sagen, daß diese Art trotz z.T. sehr hoher Zahl an Rekruten, die im Juli in Bodennähe konzentriert auftreten, nicht erfolgreich ist. Das Wachstum ist anfangs sehr schnell. Die hohe Mortalität überwiegt aber und läßt die Art bis zum Dezember auf allen Substraten bis auf vereinzelte Reste wieder verschwinden.

3.5.28 Euchone papillosa

Euchone papillosa ist ein nicht häufig anzutreffendes Mitglied der Abra-Gemeinschaft mit fast unbekannter Biologie. Euchone ist ab Juli \pm regelmäßig auf den bodennahen Substraten vertreten und seine Röhren wurden von Tauchern erstmalig im September bemerkt. Merkwürdigerweise wurden keine Juvenil- und Larvalstadien gefunden (mit Ausnahme eines unsicheren Fundes im April). Im Juli war der Wurm bereits 4 mm lang und 0,2 mm dick. Er wuchs rasch heran und war im Oktober schon 10 - 12 mm lang und 0,4 mm dick, im November bis 15 mm. In der Gesamtprobe im Dezember waren 104 Exemplare auf $1,5 \text{ m}^2$, was mit $7 \text{ Ind./}0,1 \text{ m}^2$ als relativ häufig anzusehen ist. Die dunkelbraune Röhre schaut an zwei Enden 3 - 4 cm aus dem Sediment und ist mit einer sehr feinen Bänderung im 0,01 - 0,1 mm-Bereich versehen, die wahrscheinlich sedimentologische Ereignisse beim Röhrenaufbau widerspiegelt (Foto).

Die Tentakelkrone ist in der Natur rötlich-orange.

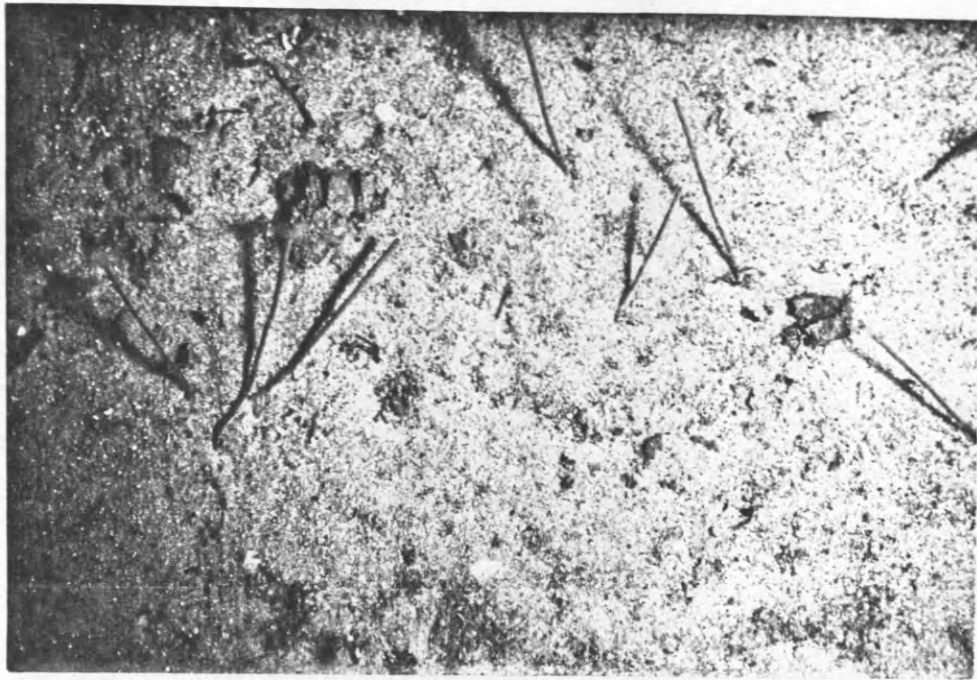


Abb. 98: Euchone papillosa mit ausgefahrener Tentakelkrone auf den großen Versuchswannen

Euchone-Röhren sind ab und zu mit sehr grobkörnigen Röhren von Sedentariern mit 4 dicken Antennen verbunden, die wegen des schlechten Erhaltungszustandes leider nicht bestimmt werden konnten. Diese Röhre schmiegt sich an die Euchone-Röhre und ist wesentlich kürzer als diese.

3.5.29 Crustacea

Crustaceen spielen im ersten Jahr der Neubesiedlung nur eine untergeordnete Rolle. Einzige Art von Bedeutung ist die Cumacee. Diastylisrathkei, ein überwiegend einjähriger bodenlebender Krebs (KRÜGER, 1940), der sich aber auch vom Boden erhebt. Die Gründe dafür sollen hier nicht erörtert werden (HESTHAGEN, 1973; BOYSEN, 1975; VALENTIN & ANGER, 1978). Er sammelt seine Nahrung in eingegrabenem Zustand in selbstgebauten Trichtern (KRÜGER, 1940).

Selbst wiederum ist er eines der wichtigsten Fischnährtiere in der westlichen Ostsee (ARNTZ¹⁹⁷¹). Seine Häufigkeit im freien Lebensraum ist starken Fluktuationen unterworfen (ARNTZ, 1979), und so ist es auch für dieses Experiment zu erwarten. Aufgrund der halbpelagischen, "hyperbenthischen" (BOYSEN, 1974) Lebensweise kann man einzelnen Versuchssubstraten keine feste Population zuordnen. Aus diesem Grunde und auch wegen der geringen und schwankenden Individuenzahl wurden alle Diastylis der bodennahen Substrate zusammen betrachtet. Als Maß für den Längenzuwachs hat sich wegen der schwierigen Totalmessung die Carapaxlänge eingebürgert.

Auf den Schwebesubstraten treten sie nur vereinzelt im April (S_{16} , 1 x 0,9 mm) und im August September (S_{16} 3,8 mm; 3,7 mm S_{19} 6 x 2,4 - 4,2 mm) auf. Diese Exemplare müssen die Schwebesubstrate schwimmend erreicht haben, da entsprechende Funde von kleineren Stadien in der vorangehenden Zeit fehlen. Dennoch ist mit zunehmender Größe eine Sequenz des Auftretens von den oberen zu den unteren Substraten zu beobachten. D.h., daß die juvenilen Stadien im Frühjahr zuerst auf den bodenfernen Substraten auftreten, um dann in Bodennähe ihre "Blüte" zu erleben.

Die zusammengefaßte Abundanzkurve zeigt einen zögernden Beginn des Auftretens, um dann von einem steilen Aufstieg zu 130 Ind./ $0,1 \text{ m}^2$ auf Werte um 1 Ind./ $0,1 \text{ m}^2$ sehr steil abzufallen. In der Gesamtprobe vom Dezember sind noch insgesamt 35 Exemplare, d.h. 2 Ind./ $0,1 \text{ m}^2$ anzutreffen. Das Größenspektrum, gemessen anhand der Carapaxlänge, wandert von anfänglich 0,5 - 0,6 mm bis auf über 4 mm im September und ist im Dezember im Mittel 5 mm bei Maximalwerten über 6 mm. Diese Zeiten und Größenangaben stimmen überein mit den Angaben von KRÜGER (1940) und KÜHLMORGEN-Hille (1963), die beide das Auftreten der Juvenilen für April-Mai beschreiben, was bei der von diesen Autoren verwendeten Siebgröße (1 000 μ) natürlich später liegen muß als unsere sehr frühen Funde.

Das Auftreten anderer Crustaceen war sehr wechselhaft und auf den Spätherbst beschränkt. Erwähnenswert ist noch Corophium voluntator, der im November fast alle Substrate bevölkert. In der Gesamtprobe vom Dezember 1976 ($1,5 \text{ m}^2$) waren noch vier Exemplare.

DIASTYLIS RATHKEI ANZAHL $0,1\text{m}^2(\text{BWT})$

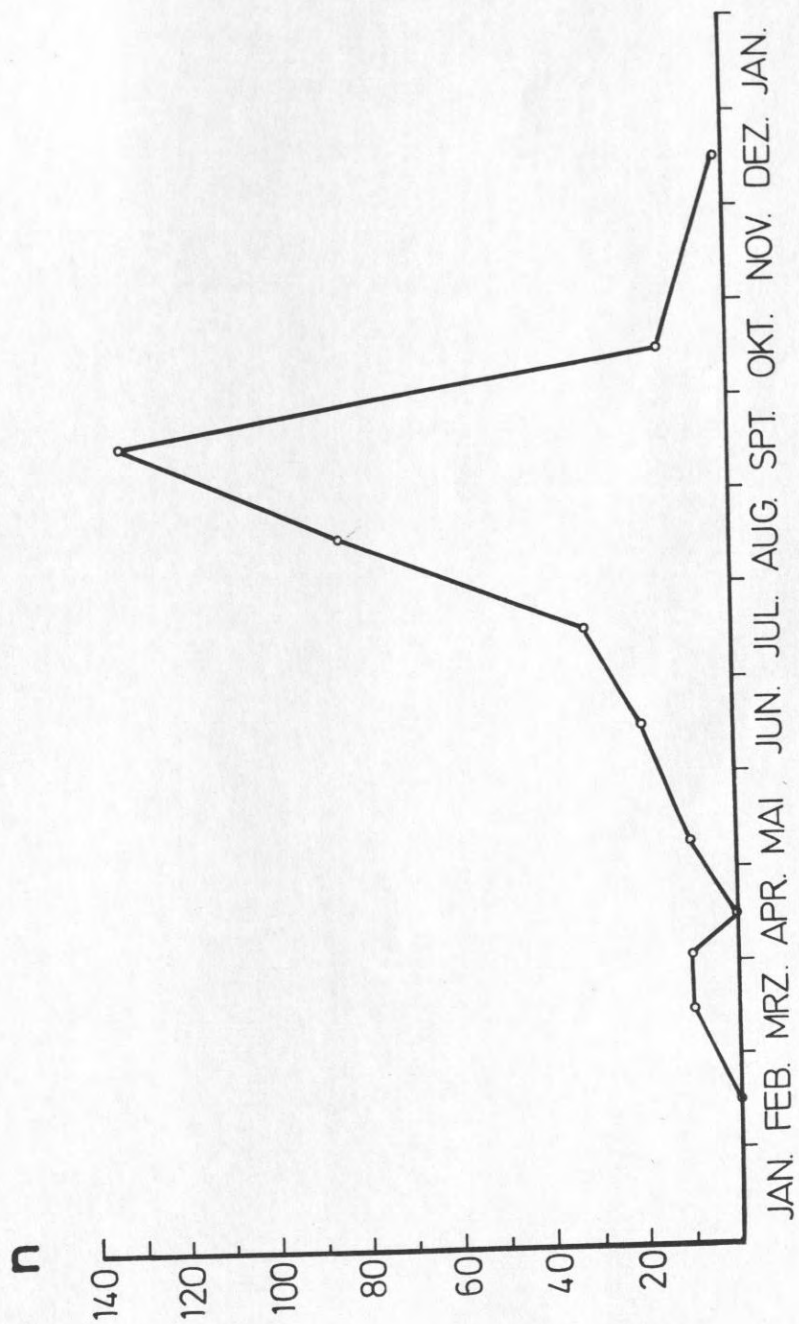


Abb. 99: Anzahl von

Diastylis

rathkei/ $0,1\text{m}^2$

auf den boden-

nahen Sub-

straten (B,

W, T)

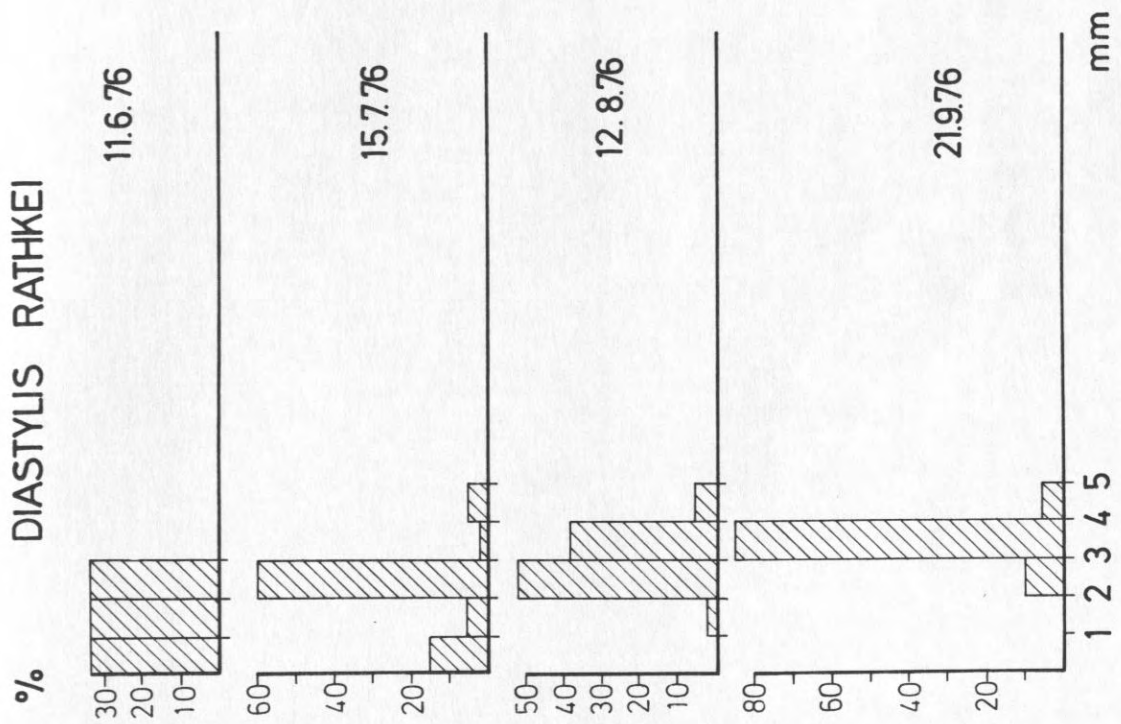


Abb. 100: Prozentuale Carapax-Längenverteilung von Diastylis rathkei auf den bodennahen Substraten (B, W, T)

3.5.30 Sonstige

Unter "Sonstige" werden hier Arten und Gruppen zusammengefaßt, die allein als Vertreter großer Klassen stehen.

Am häufigsten sind die Echinodermen, die mit dem Seestern Asterias rubens, dem Schlangensterne Ophiura albida, dem Seeigel Psammechinus miliaris und einer Seegurkenart (wahrscheinlich Thyonidium pellucidum) auftreten. Von Bedeutung ist aber nur Asterias rubens. Seine Larven lassen sich schon in den Planktonfängen nachweisen und nach einer scharf umgrenzten Larvenfallzeit im Juli - August entwickelt er sich auf den Schwebesubstraten, ohne in ein "Wartestudium" eintreten zu müssen (NAUEN, 1978), sehr rasch zu einer großen Räuberpopulation, die sich von den reichlich vorhandenen Mollusken ernährt. Große Exemplare sind in den Proben nur selten vertreten, da hierzu die Probenstecher zu klein waren. Auf den bodennahen Substraten kommen sie nach eigenen Tauchbeobachtungen gelegentlich vor, sind aber im Vergleich zur Umgebung nicht häufiger. Für diese Art ist unsere Probenfläche immer noch zu klein.

Das gleiche gilt für den Schlangensterne Ophiura albida, der nur in Bodennähe gefunden wurde. Seine Larvenfallzeit liegt im August - September. Im Dezember sind 3 Exemplare/1,5 m² anzutreffen. Der Seeigel Psammechinus miliaris tritt nur zweimal, im September und Januar auf den höchsten Schwebesubstraten als Postlarvalstadium auf, kann sich aber nicht weiter entwickeln. Sie sind offenbar aus der Beltsee, wenn nicht sogar aus dem Kattegatt eingeschwemmt.

Der dreimalige Fund von postlarvalen Holothuriern (Oktober und November) läßt den Schluß zu, daß diese möglicherweise aus unserem Gebiet stammen, für das sie als seltene Bewohner beschrieben sind (ARNTZ, 1971).

Der Priapulide Halicryptus spinulosus, sonst ein Bewohner unwirtlichen H₂S Schlicks, wurde nur im April als juvenile Form am Boden (B) angetroffen und ist in der Gesamtprobe (Dezember 1976) mit 11 Ind./1,5 m² vertreten.

Nemertinen haben ihre Hauptsiedlungszeit im Juni/Juli auf allen Tiefenstufen und bleiben dann mehr oder weniger ständiger Bewohner aller Substrate. Eine Aufteilung nach Arten ist dem Nichtspezialisten am konservierten Material nicht möglich. Dem Habitus nach handelt es sich aber um mehrere Arten.

Nach einem Jahr erschienen neben Diastylis noch Gastrosaccus spinifer. Idothea baltica, Phtisika marina - die auch schon im Laufe des Jahres vereinzelt angetroffen wurde - sowie Phoxocephalus holböllii und undet. Amphipoden. Dies entspricht etwa dem Artenspektrum bei früheren Versuchen (BRUNSWIG et al., 1976).

Strandkrabben Carcinus maenas, die gelegentlich von Tauchern im Benthosgarten beobachtet wurden, waren mit unserer Probennahme nicht zu gewinnen. Sie sind aus ihrem natürlichen Lebensraum, dem Flachwasser, eingewandert. Vielleicht suchen sie auch bei uns im Winter die tieferen Gebiete auf, wie es im Wattenmeer von KLEIN BRETELER (1976) beobachtet wurde.

Der Vollständigkeit halber soll auch noch ein juveniler Pantopode unbestimmter Art erwähnt werden, der im November auf den Tischen gefunden wurde. In unserem Gebiet kommen zwei im adulten Zustand leicht zu unterscheidende Arten vor (Nymphon gossipes und Pycnogonum)

Auf die im Verlaufe des Experimentes auf den Behälteraußenflächen zum Teil recht stark expandierende Hartboden-Epifauna wird nicht weiter eingegangen. Wo diese Epifauna jedoch die Entwicklung der Weichbodenfauna beeinflusst, bzw. mit ihr konkurriert, muß sie als biotische Einflußgröße beachtet werden. Das ist z.B. bei Nahrungskonkurrenz der Fall. Schon nach kurzer Zeit waren auf den stromzugewandten Seiten der Versuchsbehälter vereinzelt Seanelken (Metridium senite) zu finden, die sehr rasch zu Exemplaren von 15 cm Länge und einem oberen Durchmesser von über 10 cm heranwachsen (Abb. 101). Zu einem späteren Zeitpunkt (Juli 1978) wurden nur auf dem stromexponierten Quadranten einer Wanne 20 Exemplare dieser Art gefunden, die ihre Tentakelkrone in den Wasserstrom hielten. Nicht nur Behälterterränder wurden besiedelt, auch die Schwimmkörper des Netzzaunes und - was für das schnelle Wachstum von Seanelken spricht - auf treibenden Rotalgen, die sich am Zaun gefangen hatten.

Die kleinen Behälter auf den Tischen waren nach 1 1/4 Jahren stark mit Hydrozoen bewachsen, die sich mit ihren Ästchen ein dichtes Geflecht über dem Behälter bildeten. Hier wird sicher ein großer Teil der niederregnenden Nahrung abgefangen worden sein. Ein entsprechender Versuch, bei dem 50 Behälter regelmäßig von Hydroiden befreit wurden und andere 50 so belassen wurden, fiel leider dem Eiswinter 1978/79 zum Opfer und konnte nicht ausgewertet werden.

Teile der Hartbodenepifauna waren auch Mitglieder der Weichbodengemeinschaft. Als solche wurden sie auch registriert. Dies waren im einzelnen Harmothoe spp., die sowohl auf den Behältern als auch an den Wänden umherkriechend gefunden wurde, verschiedene Nacktschnecken (u.a. Aeolidia papillosa), die nur vereinzelt in den Proben auftauchen.

Polydora sp. wurde nur soweit registriert, wie sie noch auf dem Sediment siedelte. Nach Zusammenbruch dieses Rasens hielten sich an den Behälterwänden noch vereinzelt Kolonien, die als solche aber in den Proben anhand ihrer verklebten Röhren erkenntlich waren. Asterias wurde nur berücksichtigt, wenn er wirklich auf dem Versuchssubstrat lag.

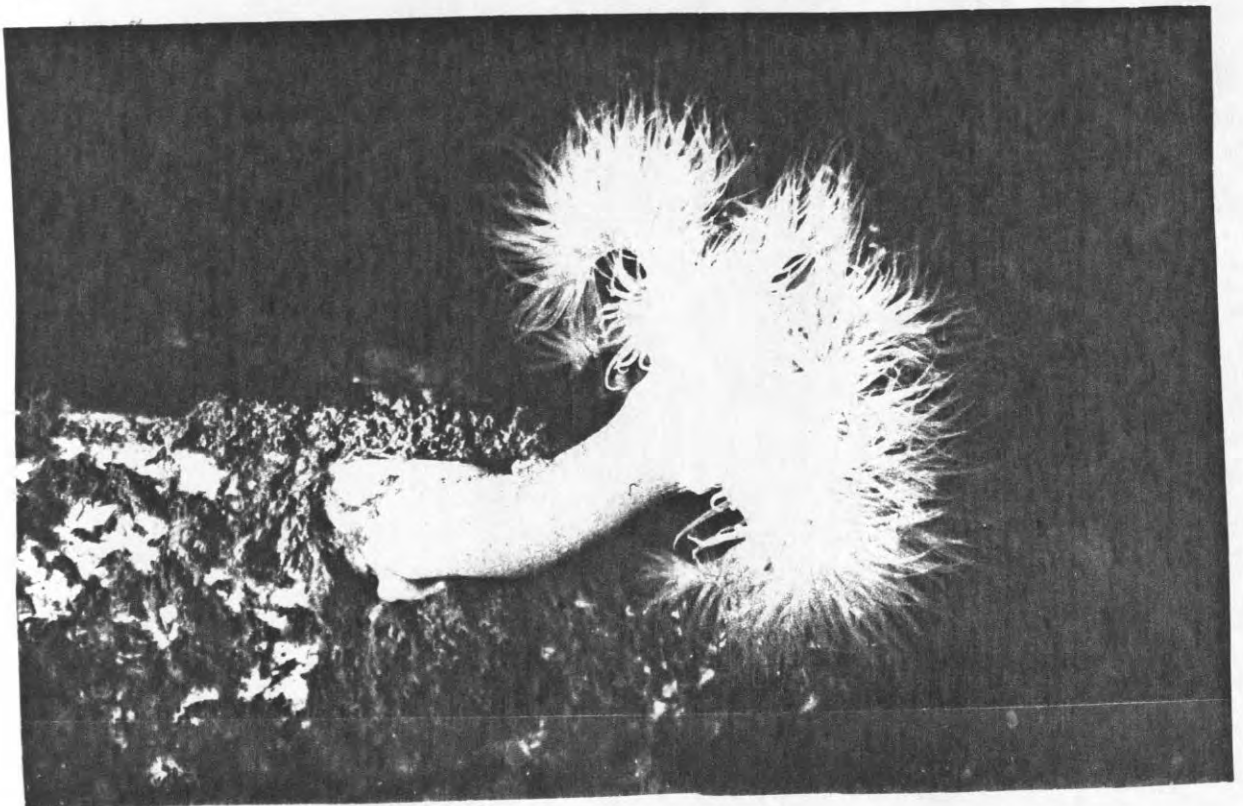


Abb. 101: Metridium senile am Rand einer großen Versuchswanne

3.6 Diskussion der Ergebnisse

Entsprechend der Darstellung der Ergebnisse, ist diese Diskussion aufgeteilt in

- a) die Voraussetzungen im Pelagial (Hydrographie, Larvenangebot)
- b) die Gemeinschaftsentwicklung und
- c) die Einzelbetrachtung der Arten.

3.6.1 Voraussetzungen im Pelagial für eine Neubesiedlung

Wie schon weiter oben erwähnt, ist die Fauna der Kieler Bucht stark von hydrographischen Fluktuationen kontrolliert. Da die pelagischen Larven - und die meisten Arten haben eine pelagische Verbreitung - an die Wasserbewegung gebunden sind, ist auch die Verteilung der Larven von diesen Fluktuationen abhängig. Es ist nun die Frage, wo kommen die Larven her und wie gelangen sie an ihren endgültigen Lebensort?

Die Länge des pelagischen Lebens der Larven von Bodeninvertebraten beträgt nach THORSON (1961) 5 - 6 Wochen. Lamellibranchierlarven verbringen oft weniger als 5 Wochen im Pelagial, während derer sie erst positiv phototaktisch reagieren, um dann in späteren Larvalstadien (mit einigen Ausnahmen) in negative Phototaxis umzuschlagen. Diese ist aber nicht so stark, daß eine Diskontinuität im Wasser durchquert wird (THORSON, 1961).

BANSE (1955), der die Versorgung der Kieler Bucht mit Larven und deren Verhalten im Wasser ausgiebig untersucht hat, kam zu dem Ergebnis, daß Larven, wenn sie erst einmal in einem Wasserkörper sind, diesen nicht in Form von Vertikalwanderungen wieder verlassen. Dieser Befund wird von POLLEHNE (1977) anhand von Beobachtungen unter experimentellen Bedingungen zumindest teilweise in Frage gestellt. BANSE fand die Larven in vertikal engbegrenzten, z.T. kilometerlangen Schwärmen.

Geht man davon aus, daß die Isolinien der Wassermassen in der Kieler Bucht von Norden nach Süden absinken (LENZ, 1977), so haben

die meroplanktischen Larven die Möglichkeit, mit dem "Stranden" des Wasserkörpers, an den sie gebunden sind, zu siedeln. Eine andere Möglichkeit ist das von THORSON (1961) beschriebene Absinken der Larven durch die Gewichtszunahme der Schalen und das Einziehen des Velums. Hierdurch kann es zum Niederregnen der siedlungsbereiten Larven kommen, ohne daß der Wasserkörper unbedingt den Boden berührt.

Nimmt man an, daß der gerichtete Wassertransport an unserem Untersuchungsort im Mittel 5 cm/sec ist, so kann eine Larve, die 5 Wochen im Wasser war, höchstens aus einem Umkreis von 17 - 20 km in der Kieler Bucht entstammen. D.h. wiederum, daß die allgemein angenommene Versorgung des Benthos durch Larven aus dem Kattegatt zumindest für 1976 nicht bestätigt werden kann. Darüber hinaus zweifle ich stark an, daß selbst bei ausgeprägten Einstromlagen, wie wir sie im Februar/März beobachten konnten, Larven aus dem Kattegatt in die Kieler Bucht gelangen. Die mittlere Stromgeschwindigkeit betrug hier 15 cm/sec., was bedeutet, daß das Wasser in drei Wochen 40 km transportiert wurde. Allenfalls könnten Larven in diesen Wassermassen aus dem Ausgang der Belte stammen. Die Folgerung ist, daß die Versorgung der Benthosgemeinschaft in der Kieler Bucht mit Nachkommen aus der Bucht selbst geschieht. Dies wird unterstützt durch die Tatsache, daß im Experiment keine Arten gefunden wurden, die nicht auch adult in der Kieler Bucht vorkommen.

Unsere Planktonvertikalfänge sind nicht geeignet, das komplette Larvenangebot zu dokumentieren. Dazu hätte es einer zeitlich weit engeren Probennahme und tiefenmäßig aufgegliederter Fänge bedurft. Sie geben aber einen Anhalt über die Präsenz der Larven von Großgruppen wie Mollusken, Polychaeten u.a. im Jahresverlauf, die sich auch in der Abfolge der siedelnden Organismen widerspiegelt. Meines Erachtens spielten Fronten (WATTENBERG, 1949) eine wichtige Rolle bei der Neubesiedlung von organismenfreien Böden, weil durch sie neues, meist larvenreiches Wasser herangeführt wird. Wir konnten derartige Ereignisse im Dezember 1975, Juni 1976 und November 1976 beobachten. Kausale Verknüpfungen mit den frischgesiedelten Larven sind aber bei den weiten Probenabständen sehr problematisch, und nur im Juli könnte man aufgrund der neu hinzugekommenen Arten

einen Zusammenhang zu hydrographischen Ereignissen vermuten.

Vergleicht man die Angaben anderer Autoren (LOHMANN, 1908; MARTENS, 1975) über das meroplanktische Larvenangebot aus verschiedenen Jahren, so fallen große Unterschiede ins Auge. Doch auch bei MARTENS (1975) sind die Mollusken ab August bis Ende des Jahres häufiger. Die Polychaeten dominieren das ganze Jahr hindurch und haben Maxima von Mai - August und noch einmal im Herbst. Diese enormen Schwankungen im Larvenangebot von Jahr zu Jahr unterwerfen natürlich auch die Neu- und Wiederbesiedlung von Böden großen Fluktuationen sowohl qualitativer als auch quantitativer Art.

3.6.2 Gemeinschaftsentwicklung

In unserem Experiment durchläuft die Fauna verschiedene Phasen der Sukzession von einer mehr zufallsgemäßen Ansammlung von Arten zu einer charakteristischen Gemeinschaft, die der Benthogemeinschaft am umgebenden Meeresboden sehr ähnlich ist. Die primären und abgeleiteten Parameter zeichnen uns dabei ein zahlenmäßiges Bild von der Entwicklung, wobei die Aussagekraft der einzelnen Parameter unterschiedlich ist. Aus dem Verlauf der Kurven schält sich eine Teilung des Jahres in eine prae - Opportunistenphase mit niedriger Individuenzahl, moderater und zufällig schwankender Artenzahl heraus, in der alle Arten noch mehr oder minder gleiche Chancen haben, wie der evenness-Index anzeigt. Die Opportunistenphase kann angesehen werden als eigentlicher Beginn der Gemeinschaftsentwicklung. Zu dieser Zeit sind die meisten Parameter auf ihren tiefsten Wert (ausgenommen natürlich die Individuenzahl) angelangt und nehmen dann einen charakteristischen Verlauf in der zweiten Jahreshälfte, die man als post-Opportunistenphase ansehen kann. In dieser zweiten Hälfte ist schon bald (im Juli) der größte Teil des Artenspektrums vorhanden. Im August ist ein allgemeiner Rückgang sowohl der Individuenzahlen als auch der Artenzahlen auf allen Substraten zu beobachten, der gedeutet wird als Anzeichen der hohen Mortalität nach dem kräftigen und vielfältigen Besiedlungsschub im Juli. Im September kulminiert die Artenzahl und fällt - saisonal bedingt -

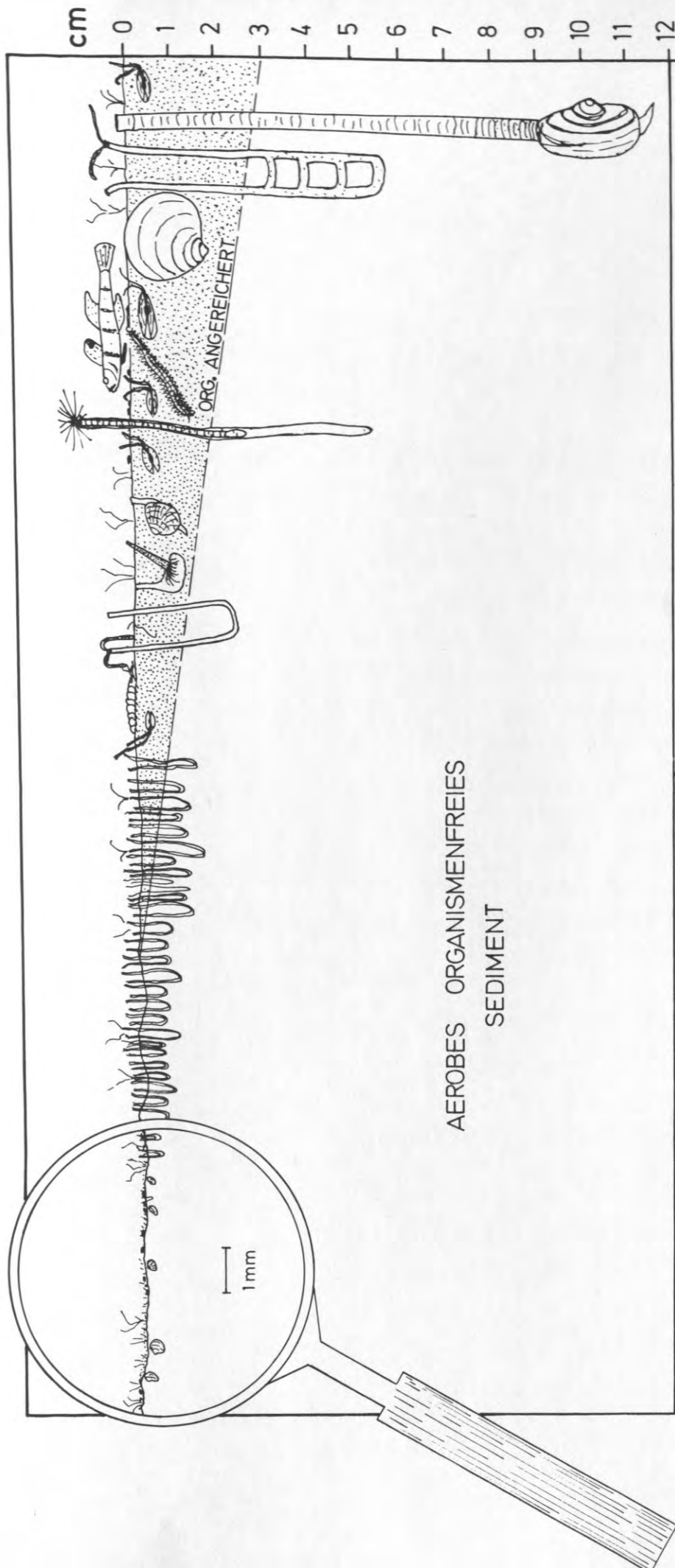


Abb. 102 : Schematische Darstellung der Veränderungen in der Fauna und des Sediments während der frühen Sukzession.

zum Jahresende etwas ab. Auf den Schwebesubstraten ist die Saisonalität nicht so deutlich, weil hier nicht die Entwicklung zu einer "normalen" Gemeinschaft abläuft, sondern sich abundante Arten ablösen.

Die Aussagekraft der primären Parameter Individuenzahl und Artenzahl ist unbestritten. Die Dominanz ist in der prae-Opportunistenphase stark dem Zufall unterworfen und nicht besonders aussagekräftig. Allgemein überwiegen aber hier die Mollusken. Nach dem Opportunistenbefall treten die dominanten Arten deutlich vor. Am Boden ist es Abra alba und auf den Schwebesubstraten findet ein Wechsel von Mytilus und Montacuta statt. Biomassemäßig dominiert hier aber Saxicava sp.. Die Diversitätsparameter Artenreichtum und Diversität H' sind der Artenzahl sehr ähnlich, so daß hier keine zusätzlichen Informationen zu gewinnen sind. Die Äquität dagegen kennzeichnet die prae-Opportunistenphase als Zeitraum mit großer Ausgeglichenheit der Fauna und damit Chancengleichheit der einzelnen Arten, gefolgt von extrem niedrigen Werten zur Zeit des Opportunistenbefalls. Das allmähliche Ansteigen der Äquität in der post-Opportunistenphase, bis ins folgende Jahr hinein, kennzeichnet die zunehmende Konsolidierung und Stabilisierung der Gemeinschaft. Die Similarität bestätigt den Eindruck, daß es zu einer Auftrennung der Entwicklung in bodennahe Gemeinschaften und bodenferne Gemeinschaften in unserem Experiment kommt.

Individuenzahl, Artenzahl und Dominanz sowie die Äquität stehen als wesentliche Parameter zur Beschreibung unserer heranwachsenden Gemeinschaft da. Ein Vergleich dieser Parameter mit denen aus anderen Untersuchungen ist unsinnig, weil unsere Werte auf wesentlich genauerer Probennahme und -verarbeitung beruhen (125 μ -Sieb) und daher sehr viel höher liegen und stärker fluktuieren. Dennoch zeigt der Vergleich gegenüber den Referenzproben stark erhöhte Werte im ganzen ersten Jahr, verbunden mit sehr kräftigen Fluktuationen, wie sie in einer heranwachsenden Gemeinschaft typisch sind (KREBS, 1972; PEARSON & ROSENBERG, 1978).

Nach dem Opportunisten-peak ist auf den bodennahen Substraten ein Ansteigen der Diversität zu verzeichnen, das als "ecotone point"

gedeutet werden kann. PEARSON & ROSENBERG (1978) haben das ursprünglich im terrestrischen Bereich verwendete Konzept auf den marinen Bereich angewandt und definieren einen "ecotone point" als den Punkt (besser wäre Bereich) in einem ökologischen Gradienten, wo zwei verschiedene Gemeinschaften oder ökologische Gruppen ineinander-übergehen und Mitglieder aus beiden Gemeinschaften für eine erhöhte Diversität bei niedriger Abundanz und Biomasse sorgen.

ROSENBERG (1976) konnte einen solchen "ecotone point" in der Sukzession der Benthosgemeinschaft nach Schließung einer Zellulosefabrik, d.h. bei abnehmender organischer Verschmutzung beobachten. LEPPÄKOSKI (1975) beschreibt diesen Bereich in der Sukzession als "primary minimum" (der Abundanz).

Zum Schluß soll noch kurz die Entwicklung der weiteren Jahre angedeutet werden, um vor diesem Hintergrund die Ergebnisse des ersten Jahres zu relativieren. Die angegebenen Werte beziehen sich alle auf 1-mm-Siebproben, d.h., die Werte des ersten Jahres sind, wie in 3.3 angegeben, reduziert worden auf das Niveau der folgenden Jahre. Die Biomassewerte im ersten Jahr sind Schätzwerte.

Die Zahl der Arten, aus denen sich die Gemeinschaft zusammensetzt, steigt nur bis zu Beginn des zweiten Jahres geringfügig an bis auf ca. 50 Arten und geht dann wieder leicht zurück. Ab Mitte des zweiten Jahres setzt sich eine starke Saisonalität durch, die sich im Anstieg der Artenzahl im Frühling und Abnahme im Spätsommer dokumentiert. Die tatsächliche Artenzahl ist etwas höher als in der Kurve (Abb. 102), da bestimmte Genera/Familien nicht bis auf die Art bestimmt wurden (Nephtys, Phyllodociden). Die Abundanz (Dichte) verlief von Anfang an stark saisonal mit hohen Sommer/Herbst Werten und niedrigen Winter/Frühjahr-Werten. Die Dichte war im ersten Jahr am höchsten ($16\ 000/\text{m}^2$).

Noch im dritten Jahr stieg die Abundanz jedoch aufgrund eines Diastylis-Massenauftretens auf $10\ 000/\text{m}^2$. Die Oszillationen zeigen sich auch im dritten Jahr noch nicht gedämpft.

Die Biomasse stieg - mit saisonalen Abschwächungen im Winter - kontinuierlich an auf Werte über 700 g/m^2 , d.h. dem 10-fachen der Umgebung. Dies ist vor allem bedingt durch das starke Wachstum von Muscheln (Cyprina islandica, Mya truncata, Cardium fasciatum). Der Grund für diese hohen Werte ist noch unklar. Augenscheinlich tritt O_2 -Mangel auf der Höhe der Wannenoberfläche (40 cm über dem Boden) nicht mehr auf; möglicherweise besteht dort auch ein besseres Nahrungsangebot und evtl. verminderte Einwirkung von Räubern (s.u.).

Auch bei Polychaeten ist noch im dritten Jahr ein deutlicher Biomasseanstieg zu verzeichnen. Er wird durch fortgesetztes Wachstum der langlebigen Polychaeten (bs. Nephtys) bedingt. Dagegen ist der extrem hohe Sommerwert bei den Crustaceen auf ein Massenauf-treten von Diastylis rathkei zurückzuführen.

Nur bei den Oszillationen der Artenzahl tritt im Laufe des Ver-suchs eine Dämpfung^{ein}, wie sie von der Ökosystemtheorie als Aus-druck für weitgehende Stabilisierung einer Gemeinschaft gefordert wird. Bei der Individuenzahl kommt es noch im dritten Jahr zu starken Veränderungen; die Werte übertreffen die des zweiten Ver-suchsjahres. Dies ist allerdings für Seegebiete in gemäßigten Breiten mit ihrer ausgeprägten Saisonalität nicht ungewöhnlich. Die explosionsartige Biomasse-Entwicklung ist wohl nicht mehr Ausdruck für Neubesiedlung frischer Nischen - viele Arten leben hier schon in der dritten Generation! - sondern es müssen ein-deutig günstigere Verhältnisse vorliegen als im Umfeld.

Sowohl nach Zahl wie nach Gewicht wird die Gemeinschaft von wenigen hochdominanten Formen beherrscht. Auf Platz 1 gibt es bereits nach kurzer Zeit kaum noch Veränderungen (Zahlendominanz: Abra alba, nur zwei Monate im dritten Jahr von Diastylis abgelöst; Gewichtsdominanz: Mya truncata seit II.77, davor ebenfalls Abra alba). Innerhalb der ersten zehn Arten treten zwar Verschiebungen auf, aber die Zusammensetzung der führenden Arten bleibt weit-gehend gleich. Nur wenigen Arten gelingt es, noch auf die ersten zehn Ränge vorzudringen. Auch nach der Dominanz ist also nach dem ersten Jahr keine ausgeprägte Sukzession mehr zu beobachten.

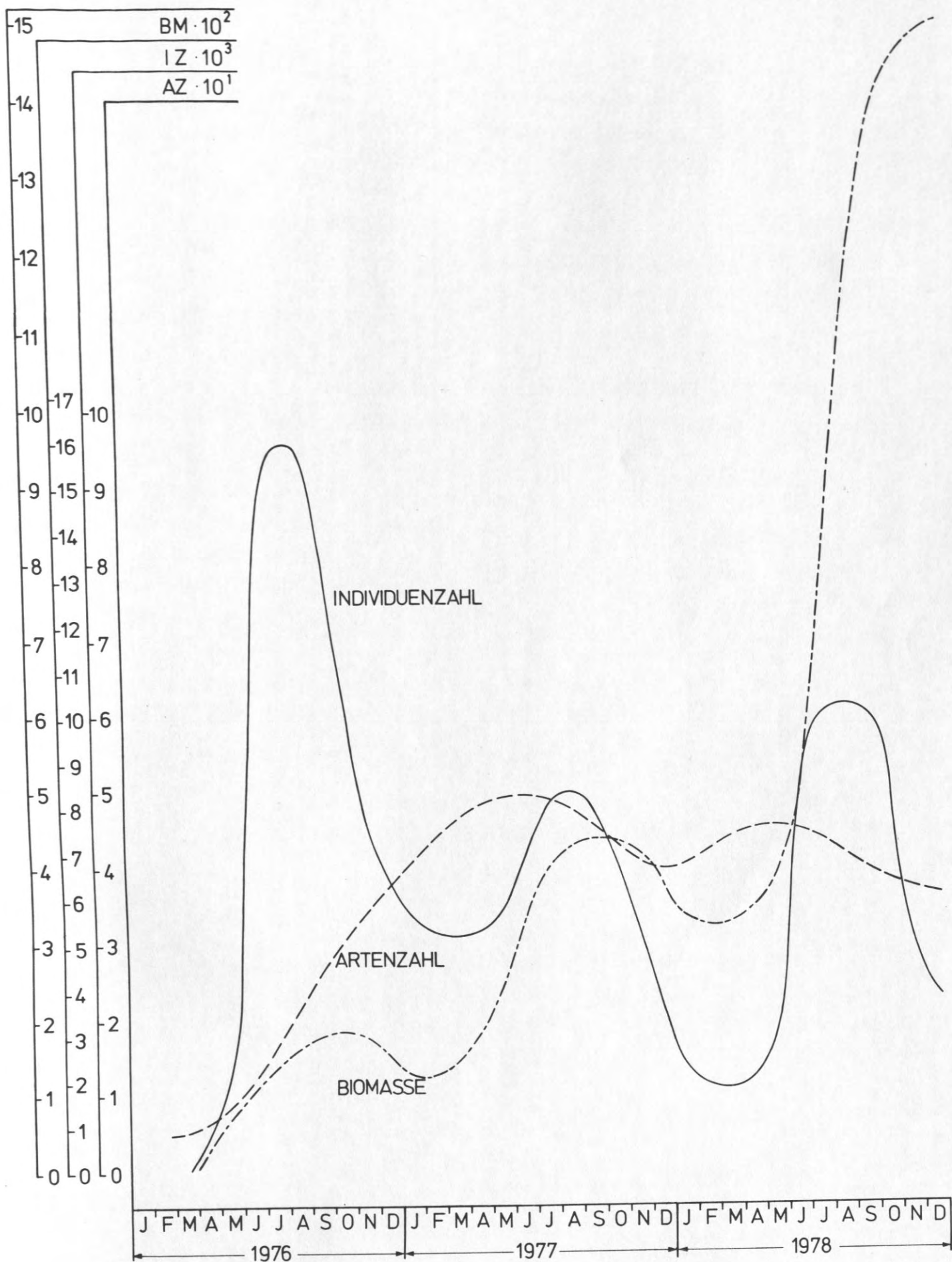


Abb. 103 : Halbschematische Darstellung des Verlaufs der primären Parameter: Artenzahl, Abundanz und Biomasse der Makrofauna in den großen Versuchswannen. Werte pro m^2 .

Die abgeleiteten Parameter (s.o.), die aus dem Verhältnis Artenzahl/Individuenzahl - d.h. im weiteren Sinne der Diversität - einer Gemeinschaft Rückschlüsse auf deren Organisationsgrad bzw. Entwicklungszustand erlauben, zeigen folgenden Verlauf:

- MARGALEFF (durch Artenzahl bestimmt, ohne Rücksicht auf Verteilung der Individuen in der Probe). Dieser Index nimmt im ersten und zweiten Jahr entsprechend der Artenzahl noch zu; die Werte sind im Winter niedriger.
- SHANNON-WIENER: Bis Mitte des zweiten Jahres erfolgt noch ein Anstieg, dann bleibt dieser Index \pm gleich. Saisonale Schwankungen spiegeln den sommerlichen Anstieg der Individuenzahl wider; bei stärkerer Dominanz einzelner Formen nehmen die Werte ab.
- EVENNESS nach HEIP: Verhält sich ähnlich wie der SHANNON-WIENER-Index. Er registriert am empfindlichsten die Ausgeglichenheit der Individuenzahlen der einzelnen Arten. Diese Ausgewogenheit verbessert sich bis zum Frühjahr 1978, dann bestimmen saisonale Schwankungen das Bild.

Betrachtet man die primären und sekundären Parameter zusammen, so ist die Gemeinschaft in den Wannen ab etwa Mitte des zweiten Jahres als weitgehend stabilisiert zu betrachten. Die Biomasse steigt in der Folge nur noch durch das Wachstum mehrjähriger Formen, nicht mehr durch Hinzukommen neuer Arten. Fluktuationen der Individuenzahlen schlagen zwar auf die Diversität durch, verändern diese aber nicht mehr in der Größenordnung. In einem vorwiegend physikalisch kontrollierten Brackwassermeer wie der Ostsee ist wohl kaum ein höherer Stabilisierungsgrad zu erreichen.

Der erfaßte Anteil der Arten einer Gemeinschaft ist abhängig von der Probengröße. Mit zunehmender Probengröße nähert sich die gefundene Artenzahl asymptotisch dem absoluten Endwert. Betrachtet man nun die einzelnen Fraktionen der Gesamtfau- na wie z.B. die Meiofauna oder die juvenile Makrofauna, so genügt ein geringerer Probenumfang, als wenn man die Makrofauna untersucht. Außerdem würde der Sortier- und Bearbeitungsaufwand ins Unermeßliche steigen, wollte man alles zusammen befriedigend mit einer Probe bearbeiten. Um dieses Verhältnis in unserem Experiment aufzuzeigen und um auch den Wechsel der Probengrößen zu rechtfertigen, wurde die Artenzahl auf den bodennahen Sub- straten gegen die Größe der Probenfläche aufgetragen. Während die juvenile Makrofauna hinsichtlich der Artenzahl in den Meio- faunaproben (10 cm^2) noch deutlich unterrepräsentiert ist, bringen die 20 cm^2 -Proben schon ein recht gutes Bild des Artenspektrums, das auch durch den 1 l-corer (80 cm^2) und die jeweils als Ganzes analysierten kleinen Behälter (100 cm^2) nicht wesentlich ver- bessert wird.

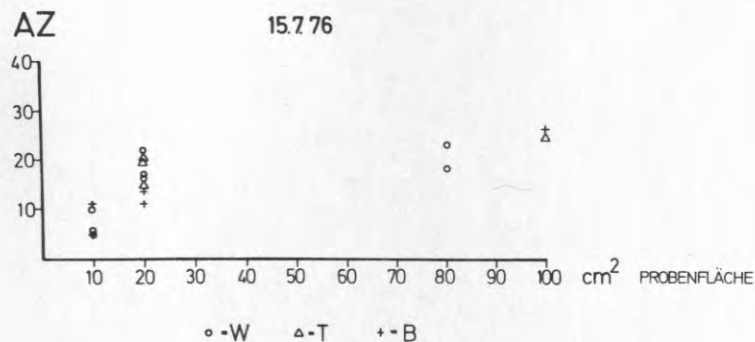


Abb.104: Arten/Flächenkurve der bodennahen Substrate am
15. 7. 1979

3.6.3 Diskussion der einzelnen Arten

Gaben die Populationsparameter mehr ein abstraktes Bild der Gemeinschaftsentwicklung, so soll im folgenden versucht werden, den Versuchsablauf möglichst plastisch anhand der biologischen Gegebenheiten und Interaktionen einzelner Arten zu diskutieren. Probleme, die die einzelnen Arten allein betreffen, sind schon im entsprechenden Unterkapitel diskutiert worden.

Ein organismenfreier Raum in einer ansonsten besiedelten Umwelt übt einen starken Sog im Hinblick auf siedlungsbereite Organismen aus (KREBS, 1972). Als potentielle Besiedler müssen alle in der Kieler Bucht vorkommenden Arten angesehen werden. Bezüglich der bodenfernen Substrate sind schon Einschränkungen gemacht worden bei Arten, die keine pelagische Verbreitung haben (alle Astarten, verschiedene *Musculus*-Arten). Doch selbst diese werden auf allen Substraten bis 5 m über dem Meeresboden gefunden, was nahelegt, daß zumindest eine kurze Phase der erhöhten Schwebfähigkeit bei diesen Larven vorhanden sein muß, um sie in die beschriebenen Entfernungen zum Meeresboden emporzutragen. Starke Turbulenzen wurden in dieser Zeit nicht gemessen.

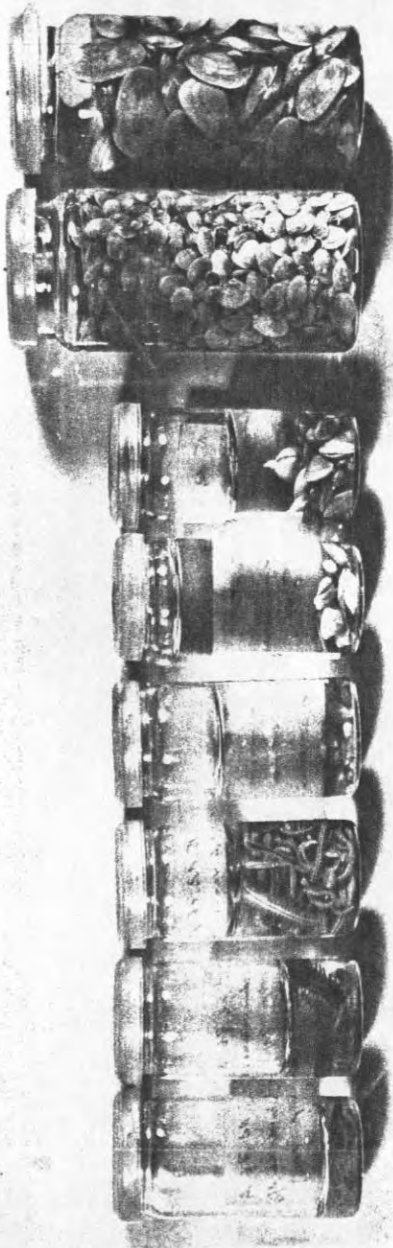
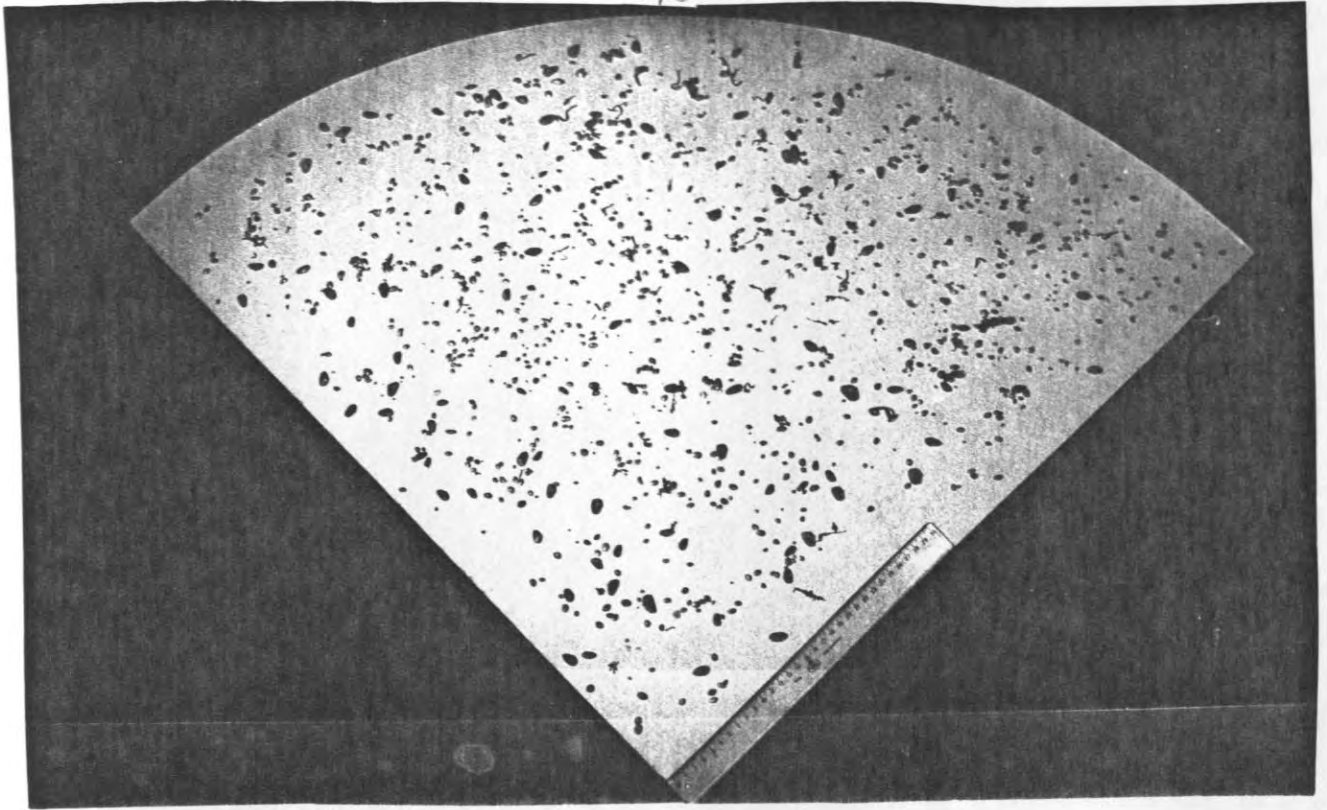
Einwanderungen von Adulten, in anderen Untersuchungen ein häufig und besonders anfänglich beobachtetes Verhalten der Siedler, wurde bei uns fast gar nicht beobachtet. Entsprechende Schlüsse lassen die Größenverteilungen zu, die ein deutliches Heranwachsen aller Arten von frischgesiedelten Larvenstadien ausweisen. Im Anfang des Experiments wurden ab und zu adulte Montacuta, Mytilus und Phaxas eingeschwemmt. Sie waren aber deutlich als eingeschwemmt zu erkennen und spielen im weiteren Versuchsablauf keine Rolle. Nicht auszuschließen ist, daß Crustaceen ab und zu eingewandert sind. Bei uns spielen sie aber im Laufe der Erstbesiedlung, d.h. auch bei Verwendung von engmaschigen Sieben, nur eine untergeordnete Rolle. Die Cumacee Diastylis ist in diesem Rahmen einzig von Bedeutung.

In vorangegangenen Experimenten war die Bedeutung der Crustaceen - und hier wieder Diastylis - zumindest im Anfang anders. Hier gehörte Diastylis zu den Erstbesiedlern und war lange Zeit in

dominierender Position (BRUNSWIG et al., 1976), doch war bei diesen Experimenten auch der Startzeitpunkt anders gewählt.

Aufschlußreich ist der Verlauf der Abundanzen bei den verschiedenen Arten; kennzeichnet er doch einmal das Larvenangebot sowohl zeitlich als auch qualitativ, zum anderen aber gibt der Abundanzverlauf Informationen über das weitere Leben und den Siedlungsprozeß der betreffenden Art. Wir können unterscheiden zwischen Arten, deren Larven mehr oder minder den größten Teil des Jahres vorhanden sind (Abra, Cyprina, Mya, Polydora) und solchen, die deutlich abgegrenzte Larvenfallzeiten haben. Letztere sind in der Mehrzahl. Bei ihnen fällt es leicht, Altersklassen in ihrem Wachstum zu verfolgen. Dies ist in der Natur sehr selten möglich (SAMTLEBEN, 1977; NAUEN, 1978; ALHEIT, 1979). Durch die stark fluktuierenden Umweltbedingungen werden die peaks nivelliert und alle Individuen bilden einen nicht oder nur schwer aufzutrennenden pool. Im Experiment war es zum ersten Mal möglich, für alle Arten gut verfolgbare Größenklassen zu erhalten. Jedoch muß man vorsichtig sein bei der Übertragung auf die Umgebung. Unsere Daten stellen eher das Wachstumspotential dar, das zeigt, was unter annähernd optimalen Bedingungen an Wachstum möglich ist. In der Natur sind die Wachstumsraten geringer aus verschiedenen Gründen: Die junge "Container -Gemeinschaft" entwickelt sich in einer Umgebung, in der (zumindest im 1. Jahr) kaum Platznot besteht, ^(Abb. 105 a-c) in der anfangs kaum Räuber agieren, da diese als Larven erst nach einem halben Jahr siedeln und noch nicht den starken Einfluß ausüben können, wie eine adulte Räuber-Population. Zehrung durch Fische wurde erst im zweiten Halbjahr beobachtet, ist aber schwer abzuschätzen.

Sowohl Gobiiden, junge Dorsche, Flundern und Seeskorpione wurden auf den Versuchssubstraten beobachtet. Um die Häufigkeit der Fische quantitativ abschätzen zu können, wurden mit einem automatischen Kamerasystem über Tage hinweg Bildserien in 5-minütigem bzw. 10-minütigem Abstand aufgenommen. Auf diesen Bildern zeigte sich klar ein zeitliches Muster des Auftretens von Gobiiden und Dorschen über den Wannen (Abb. 106). Desgleichen wurden auch fressende Dorsche fotografiert. Für eine quantitative Abschätzung der Freßaktivität und damit der Zehrung reichten die Daten aber nicht aus (RUMOHR, 1979).



b)

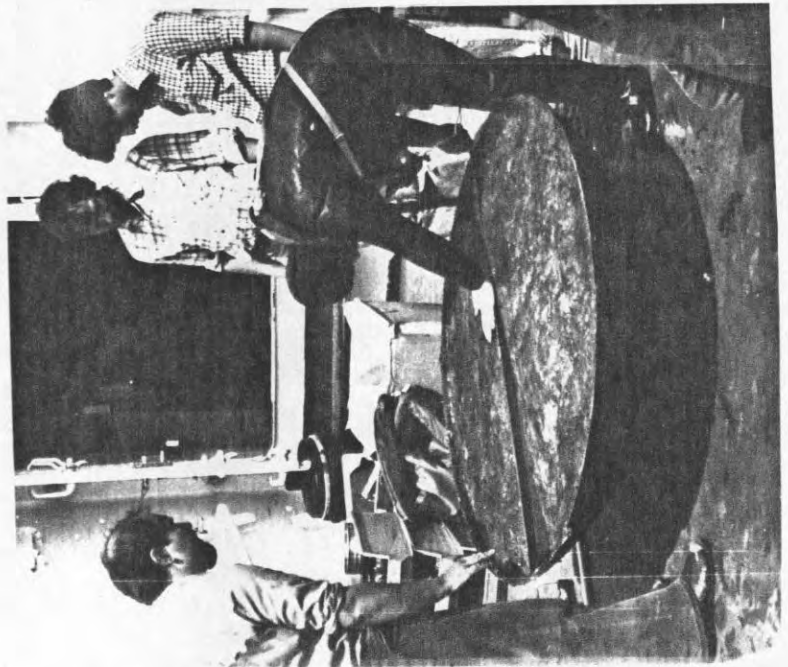


Abb. 105 a-c: a) Teilung einer frisch gehobenen Wanne in 4 gleiche Quadranten
b) Menge der Fauna aus einem Quadranten nach einem Jahr Exposition
c) dieselbe Menge aus- gebreitet auf die Fläche eines Quadranten als Beispiel der Flächen- belegung.

Der dritte und m.E. entscheidende Grund für das schnelle Wachstum ist die Qualität der Nahrung. Während in der Umgebung der Boden bedeckt ist von Detritus, Kotpillen, Muschelschill, Insektenbruchstücken, toten Foraminiferen, Algendrbris und anderen organischen Bruchstücken, fehlt dieser "Schrott" weitgehend auf den Versuchsbehältern. D.h. bei gleichem Aufwand der Nahrungssuche wird auf den Behältern mehr verwertbare Nahrung aufgenommen. Des weiteren sind für junge Räuber die zahlreichen frischgesiedelten, im Falle der Muscheln dünnschaligen Organismen ideale, weil größen-gerechtere Nahrung.

Diese drei Gründe mögen auch die Unterschiede in den Wachstumsraten zwischen MUUS' (1973) Experimenten und meinen erklären. Sie klassifiziert das Wachstum der Juvenilen in ihren Proben als langsam und warnt davor, die Altersgruppen falsch zu interpretieren, indem man die 1-Gruppe als 0-Gruppe wegen Verwendung zu großer Siebgrößen ansieht. Dies langsame Wachstum kann bei uns nicht bestätigt werden. Alle Arten sind nach 1/2 Jahr in "Makrofauna"-Größe.

Im Lauf einer Neubesiedlung kann nicht jede Art gleich erfolgreich sein. In fast allen beobachteten Sukzessionen schält sich eine Folge verschiedener Organismen - und funktioneller Gruppen heraus, die entweder mit ihrem Siedlungsmodus oder mit ihrem Ernährungstyp bestmöglich an die jeweils bestehende Umweltsituation angepaßt sind (PEARSON & ROSENBERG, 1978). Ausnahmen in dieser Sukzessionsfolge entstehen durch sekundäre Störungen des Besiedlungsablaufs, die von Fall zu Fall diskutiert werden müssen.

Auffällig ist der Unterschied zwischen Arten, die nur kurzfristig auftreten und solchen, die mit Beginn ihres Auftretens auch permanente Glieder der Gemeinschaft bleiben. Erstere sind entweder Arten, die zwar zu siedeln versuchen, aber alsbald wegen ungenügender Bedingungen absterben (zweite Saxicava-Art, Macoma, Phaxas u.a.) oder aber Arten, die man als "Opportunisten" bezeichnet (GRASSLE & GRASSLE, 1974). Diese zeichnen sich aus durch geringe Ansprüche an die Umwelt, hohes Larvenangebot im größten Teil des Jahres, hohe Mortalität, kurze Generationszeiten und geringe Konkurrenzfähigkeit. Capitella capitata und Polydora spec. sind solche Opportunisten. Als ubiquitäre marine Organismen sind sie fast in jeder nachhaltig gestörten Gemeinschaft zu finden (GRASSLE & GRASSLE, 1974; PEARSON & ROSENBERG,

1978). Bezeichnenderweise ist aber in unserem Versuch Polydora der erste Massensiedler. Grund hierfür könnte die unterschiedliche Ernährungsweise der beiden Gattungen sein. Capitella ist als Substratfresser angewiesen auf hohen organischen Gehalt des Sediments, in dem sie ihre Wühlgänge baut (HARTMANN & SCHRÖDER, 1971, TENORE, 1975).

Im Experiment zeigte sie auch eine selektive Vorliebe für organisch angereicherte Substrate gegenüber reinem Sand (AUGUSTIN & ANGER, 1974). Dies mag der Grund sein, warum sie in vielen Verschmutzungsgradienten in der Nähe des azoischen Bereichs massenhaft auftritt (PEARSON & ROSENBERG, 1978). Auch im Benthoskastenexperiment (natürliches Sediment mit hohem organischen Anteil) war Capitella der erste opportunistische Massensiedler (BRUNSWIG et al., 1976).

In unserem Experiment wäre Capitella verhungert. Der saubere, organismenfreie Sand konnte nur von Organismen besiedelt werden, die ihre Nahrung aus dem Wasser bzw. von der Sedimentoberfläche aufnehmen. Die Gründe, warum Polydora so zahlreich siedeln konnte, sind weiter oben geschildert und diskutiert worden (3.5.22).

Permanente Mitglieder der Gemeinschaft treten schon sehr früh auf (Mya, Cardium, Abra, Cyprina), d.h. vor der Opportunistenphase, und entwickeln sich auch in dieser, quasi im "Untergrund" fort. Doch auch diese Gruppe weist z.T. opportunistische Eigenschaften auf, wenn man an die hohen Larvenzahlen (Montacuta, Sacicava, Pectinaria) und die zeitlich sehr ausgedehnte Verfügbarkeit von siedlungswilligen Larven denkt (Cyprina, Abra, Mya).

MacARTHUR & WILSON (1967) haben aufgrund ähnlicher Befunde ein theoretisches Konzept der Selektionsstrategien entwickelt, das "r" und "K" selektierte Arten unterscheidet. "r" steht hier für Reproduktionsstrategie, bei welcher der ganze Aufwand für die Reproduktion verwendet wird. "K" steht für carrying capacity und deutet an, daß diese Arten immer im Gleichgewicht in ihrer Gemeinschaft zu stehen trachten. Ihr Bestreben ist mehr auf Wachstum, Konkurrenz und Schutz gegen Räuber ausgerichtet (PIANKA, 1970, 1972; GADGIL & BOSSERT, 1970; GADGIL & SOLBRIS, 1972).

MacCALL (1977) hat im Rahmen einer ähnlichen Studie wie die vorliegende den Bereich der Besiedlungsstrategien und -dynamik erschöpfend diskutiert, so daß sich hier eine Wiederholung erübrigt. Er kommt zu einer Einteilung der Arten in drei Gruppen:

- I Opportunistische Arten
- II Übergangsformen (bzw. Arten, die schlecht einzuordnen sind)
- III Equilibrium-Arten

Er betont das Vorhandensein von opportunistischen Eigenschaften bzw. eines relativen Opportunismus des Benthos im instabilen, physikalisch kontrollierten d.h. chronisch gestörten Gemeinschaften. Zehrung durch Räuber ist für ihn die wichtigste Quelle der Mortalität. Dieser Befund wird auch von MUUS (1973) betont.

Das Problem der Konkurrenz postlarvaler Stadien ist methodisch sehr schwer zu erfassen und bleibt bis auf eine Ausnahme (Polydoraverdrängung durch Saxicava, 3.5.22) in dieser Arbeit ungelöst. In diesem Zusammenhang sei auf die nach wie vor offene Frage hingewiesen, ob strudelnde Organismen die ankommende Muschelbrut dezimieren oder ob es zu einer Lebendpassage durch den Darm kommt und hinterher noch ein erfolgreiches Siedeln möglich ist. Für beide Möglichkeiten lassen sich Beispiele aufzeigen (MILEIKOWSKY, 1974).

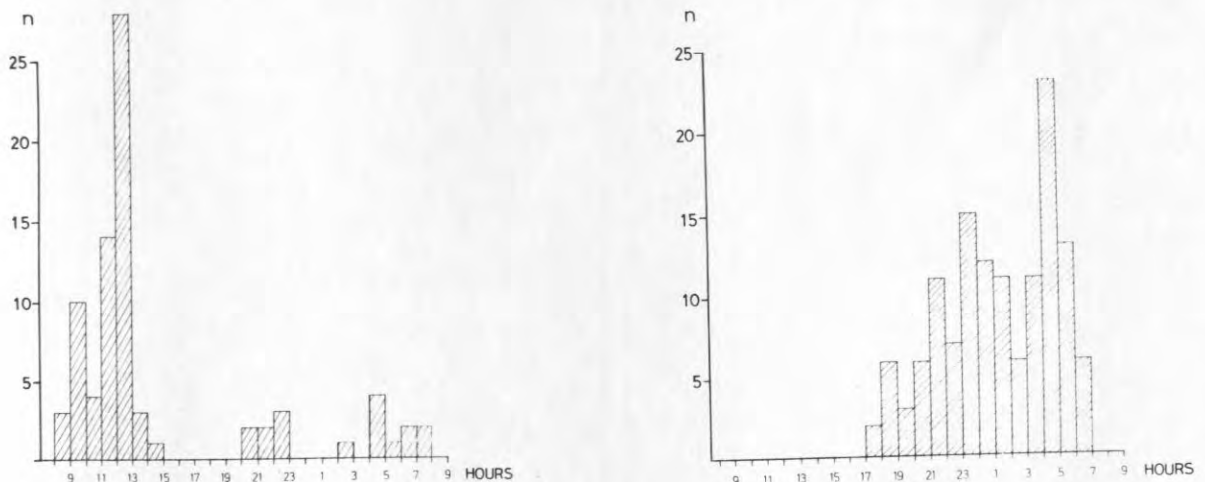


Abb. 106 : Kumulative Häufigkeit vom a) Dorsch und b) Gobiiden über den großen Versuchswannen. Neuntägige Beobachtungen mit einer automatischen Kamera (Bildfolge 10 min.)

4. Allgemeine Diskussion

Störungen von marinen Bodentiergemeinschaften sind weitverbreitet und können einen gewichtigen Einfluß auf die Gemeinschaftsorganisation haben. In der Kieler Bucht sind Katastrophen im Benthos normale Ereignisse, die fast regelmäßig im Herbst als Folge von Sauerstoffzehrung in den tieferen Teilen der Bucht auftreten. Die Frage nach den Folgen eines Zusammenbruches ist daher von großer Bedeutung für das Verständnis der Struktur und der Dynamik von Bodentiergemeinschaften.

Die Experimente im "Benthosgarten" waren so angelegt, daß sie sowohl im kurzfristigen-, d.h., Wochen- und Monatsbereich, als auch im langfristigen Bereich von mehreren Jahren Einblick in die Änderungen der Struktur und die dynamischen Prozesse während einer Neubesiedlung geben konnten. Dieser Versuchsaufbau zusammen mit optimalen infrastrukturellen Voraussetzungen (Forschungssperrgebiet, Tauchgruppe, Forschungskutter) bot die Gelegenheit zu einer komplexen Untersuchung in situ, wie sie in diesem Umfang auch andernorts noch nicht durchgeführt werden konnte.

Frühere Untersuchungen haben gezeigt, daß der Startzeitpunkt einen wichtigen Einfluß auf die Sukzession hat (BRUNSWIG et al., 1976, RICHTER & SARNTHEIN, 1977, OSMAN, 1977). Aus dieser Sicht scheint die Wahl des Starttermins im Winter, wenn die Aktivität und die Produktivität im Benthos auf einem Minimum angelangt ist und außerdem im natürlichen Biotop freie Flächen nach katastrophalen Zusammenbrüchen im Herbst zur Wiederbesiedlung anstehen können, als sinnvoll.

Jede Neu- bzw. Wiederbesiedlung ist stark dem Zufall unterworfen und abhängig vom Larvenangebot und physikalischen Einflußgrößen. Diese unvorhersagbare Initialphase, die auch in anderen Sukzessions-Untersuchungen gefunden wurde (SUTHERLAND & KARLSON, 1977), konnte als prae-Opportunistenphase gekennzeichnet werden. Der starke Opportunistenbefall mit Polydora spec. bildete ein markantes Ereignis, das in fast allen Sukzessionen wiederzufinden ist (PEARSON & ROSENBERG, 1978). Das Auftreten einer prae-Opportunistenphase ist nicht immer zu erwarten. In Verschmutzungsgradienten haben andere

Organismen als anspruchslose Polychaeten kaum eine Chance, die Rolle der Pioniere zu übernehmen. Ein anderer Grund des Ausbleibens dieser Phase kann aber die Methodik selbst sein. Mit herkömmlichen Benthosmethoden, d.h., mit 1 mm-Sieben, wird man diese frühe Phase nicht entdecken. Erst die Verwendung von engmaschigen Sieben, die feiner als 300 μ sein sollten, erschließt den Bereich der juvenilen Makrofauna, also der temporären Meiofauna. Darüber hinaus gibt die Verwendung sehr kleiner Siebgrößen völlig andere Resultate, was die primären Populationsparameter angeht; die Werte liegen durchweg wesentlich höher und auch die Fluktuationen sind um vieles größer. Untersucher mit konventionellen Methoden erfassen wegen größerer Maschenweiten erst spätere Sukzessionsstadien und beschreiben dann generell Polychaeten oder Crustaceen als Erstbesiedler (PEARSON & ROSENBERG, 1978).

Eine Besonderheit des "Benthosgartenprojektes" ist das weitgehende Ausbleiben vom Immigranten (Crustaceen, Polychaeten). Der weitaus größte Teil der Fauna ist als Larve gesiedelt und dann herangewachsen. Wir gehen aufgrund unserer Befunde davon aus, daß alle ansiedlungsbereiten Larven, die mit dem Substrat in Kontakt kamen, auch versucht haben, zu siedeln. Wenn man weiterhin davon ausgeht, daß Evertibratenlarven (in begrenztem Umfang) zu einer Substratwahl fähig sind, so ist unser Substrat günstig - d.h., der Umgebung ähnlich beschaffen, weil fast alle Arten der Umgebung auch im Experiment siedeln. Das Bild von den Siedlungsgewohnheiten bleibt aber unscharf, weil der Siedlungsmodus oft an die Umweltbedingungen angepaßt werden kann. So ist z.B. ein deutlicher Unterschied in den Siedlungszeiten einiger Arten zwischen dänischen und deutschen Gewässern festzustellen. Ob dies ein Einfluß der nahen Verbreitungsgrenze vieler Arten ist, müßte näher untersucht werden.

Die abweichende Gemeinschaftsentwicklung auf den Schwebesubstraten (S_{19} , S_{16}) gegenüber den bodennahen Substraten (B, W, T) zeigt, daß die Ergebnisse von den Schwebesubstraten mehr als zusätzliche Informationen aufgefaßt werden müssen. Dennoch bringen sie aufschlußreiche Ergänzungen in autökologischer Hinsicht.

Ein wesentlicher Unterschied zur natürlichen Umgebung ist die Struktur des Sediments. Während in der Umgebung die Sedimentober-

fläche mit Muschelschill und anderen organischen Werten bedeckt ist, die sowohl die Nahrungsaufnahme der Fauna behindern, als auch eine Ansiedlung von Larven erschweren, muß die organische Substanz auf den Versuchssubstraten erst in der prae-Opportunisten- und der Opportunistenphase aufgebaut werden (s. Abb. 104). Daraus folgt, daß in der Umgebung, wie auch in Verschmutzungsgradienten Opportunisten die Erstbesiedler sein müssen (s. auch PEARSON & ROSENBERG, 1976). Doch hängt auch deren Erfolg - wie jede Erstbesiedlung - vom Larvenangebot ab. In Konkurrenz zu den Opportunisten stehen die opportunistischen Eigenschaften vieler Glieder der Fauna, die im herkömmlichen Sinne aber K-selektiert sind (Cyprina, Mya, Cardium u.a.). Hier zeigt sich die begrenzte Anwendbarkeit des K-Konzepts im marinen Bereich. Der relative Opportunismus (McCall, 1977) der marinen Bodentierfauna, insbesondere in physikalisch kontrollierten Gebieten trägt dazu bei, daß Störungen des Systems - und dazu gehören auch unbesiedelte Flächen - erstaunlich rasch kompensiert werden können. Allein die langlebigen Arten (Cyprina, Astarte, Mya) benötigen eine gewisse Zeit, um auf ihre endgültige Größe heranzuwachsen. Diese großen Eichen und Buchen - um ein Bild aus terrestrischen Systemen zu gebrauchen - fehlen in unserem Versuch noch, wenn auch Heranwachsende in großer Zahl vorhanden sind.

Räuberische Arten, insbesondere endobenthische Organismen, fehlen in der prae-Opportunistenphase völlig. Danach erscheinen Räuber, die zunächst nur auf der Sedimentoberfläche und zwischen den Polydora-Röhren agieren können (Harmothoe, Phyllodociden). Der Räubereinfluß ist allgemein weniger stark als in der Umgebung, weil alle Arten als Larven kommen und eine gewisse Zeit brauchen, bis sie heranwachsen und zu einer bemerkbaren Zehrung fähig sind.

Auch wenn man ein derartig groß angelegtes Experiment nicht beliebig wiederholen kann, so sollen doch Verbesserungsmöglichkeiten und notwenige Vertiefungen für zukünftige Untersuchungen in situ aufgezeigt werden, die sich z.T. während des Experiments ergaben oder aus Mangel an Kapazität nicht durchgeführt werden konnten: Das betrifft z.B. den ganzen Bereich der Bodenchemie und Mikrobiologie im Boden. Sicher sind gerade die juvenilen Stadien besonders empfindlich für Veränderungen der chemischen Parameter in und über dem Boden (pH, O₂, Nährstoffe) und hängen in nicht geringem

Maße von der Bakterienflora auf Sandkörnern und Detritus ab. Angesichts der hohen Abhängigkeit der Fauna vom O_2 -Gehalt des Wassers, sollten zukünftig kontinuierliche Sauerstoffregistrierungen angestrebt werden. Neue Einsichten in die Sukzessionsfolge dürften auch Versuche ergeben, bei denen der Startpunkt variabel gehalten werden kann. D.h., daß z. B. jeweils neue kleine Versuchsbehälter alle 14 Tage exponiert werden und für ein Jahr in Position bleiben. Dem Problem der Dezimierung von siedelnden Larven in Anwesenheit von adulten, kräftigen Strudlern (z.B. *Cyprina*) kann man mit Implantationsversuchen von adulten Muscheln beikommen. In diesem Rahmen sollte auch das methodisch sehr schwierige Problem der Räuberaus-schlußversuche neu angegangen werden.

Zusammenfassend bietet sich folgendes Bild der Neubesiedlung und frühen Sukzession auf Weichböden in einer "Versuchsbehälter-Gemeinschaft": In einer unvorhersagbaren Initialphase finden sich abhängig vom meroplanktischen Larvenangebot Larven und Juvenile mehr zufallsmäßig zusammen (prae-Opportunistenphase). Schon in dieser Phase beginnt die Zunahme von Opportunisten (*Polydora*), die sich dann massenhaft entfalten und für 2 - 3 Monate das Bild beherrschen (Opportunistenphase). In diese Massenbesiedlung hinein siedeln räuberische Polychaeten und weitere Mollusken, so daß nach gut einem halben Jahr der Exposition schon das endgültige Artenspektrum vorhanden ist. Diese Gemeinschaft wächst dann mit starken und z.T. saisonal bedingten Fluktuationen in Abundanz und Biomasse zur endgültigen Gemeinschaft heran (Post-Opportunistenphase). Übertragen auf das Benthos der Kieler Bucht zeigen diese Ergebnisse, in wie hohem Maße die Bodentierfauna streßtolerant und regenerationsfähig ist und welche große Stabilität unter unvorhersagbaren Umweltbedingungen diese Gemeinschaft auszeichnet.

5. Zusammenfassung

- 1.) Es wird ein Experiment in situ zur Bodentierökologie in der Kieler Bucht beschrieben. Von Dezember 1975 bis Januar 1977 wurde die Neubesiedlung und Sukzession auf organismenfreien Weichböden verfolgt, die in verschiedenen Versuchsbehältern auf fünf unterschiedlichen Höhenstufen über dem Meeresboden exponiert waren (10 cm, 40 cm, 70 cm, 2 m, 5 m). Alle Behälter waren mit dem gleichen "künstlichen Meeresboden" gefüllt, dessen Korngrößenverteilung der des umgebenden Bodens angeglichen war.
- 2.) Alle Proben wurden von Tauchern mit Stechrohren verschiedener Größe und durch Wegnahme ganzer Behälter ("präformierter Proben") gewonnen und über 125 μ geschlämmt. Ergänzend hierzu wurden monatlich Planktonvertikalhols (55 μ) durchgeführt, ein TS-Profil gefahren und Sauerstoff in Bodennähe gewonnen. Die Parameter Temperatur, Salinität, Stromstärke und -richtung wurden kontinuierlich über den ganzen Versuchszeitraum 2 m über dem Boden registriert.
- 3.) Der Verlauf der Populationsparameter Individuenzahl und Artenzahl läßt eine Einteilung der Sukzession in eine prae-Opportunistenphase mit niedriger Individuenzahl und zufallsmäßiger niedriger Artenzahl und hoher Äquität erkennen. Dem folgt eine Opportunistenphase mit bis zu 400.000 Polydora sp./m² (Mai-Juli) und entsprechend niedriger Äquität. Nach gut einem halben Jahr sind die Opportunisten verschwunden. In dieser Post-Opportunistenphase steigen die Individuenzahlen und die Artenzahl langsam an, um dann zum Jahresende hin wieder abzufallen (Saisonalität). Das Artenspektrum ist im Sommer/Frühherbst fast vollständig.
- 4.) Einige Arten haben fast das ganze Jahr hindurch siedlungsbereite Larven (Polydora, Abra, Cyprina), der größere Teil dagegen festumrissene Siedlungszeiten. Es werden die Larvenfall- und Siedlungszeiten für 18 Bivalvier-Arten, 20 Polychaeten-Arten und 7 andere Arten geschildert. Die Größe der Bivalvier-Larven zum Zeitpunkt des Siedelns beträgt 200 μ (Cyprina) bis 600 μ (Montacuta). Die Größe zum Zeitpunkt des ersten Auftretens nimmt von den bodenfernen Substraten zum Boden hin um 20 - 50 μ zu.

- 5.) Die Strommessungen zusammen mit den Besiedlungsdaten lassen den Schluß zu, daß die Nachkommenschaft aus 20 km, höchstens aber aus 40 km Umkreis entstammen muß. D.h., die Larvenversorgung erfolgt aus der Kieler Bucht allein.
- 6.) Übertragen auf das Benthos der Kieler Bucht zeigen die Ergebnisse, wie in hohem Maße die Bodentierfauna streßtolerant und regenerationsfähig ist und welche große Stabilität unter unvorhersagbaren Umweltbedingungen diese Gemeinschaft auszeichnet.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- ALHEIT, J. (1979): Long and short term populationstrends in the polychaete genus *Nephtys*. In: Cyclic Phenomena in marine Plants and Animals. E. NAYLOR & R. G. HARTNOLL (Eds.) Pergamon Press Oxford, p. 49-56.
- ARNTZ, W. E. (1971): Biomasse und Produktion des Makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahre 1969. Kieler Meeresforsch., XXVII, 36-72.
- ARNTZ, W. E. (1977): Results of an "unseccessful" benthos cage predation experiment (Western Baltic). Biology of benthic organisms (Ed. KEEGAN, O'CEIDIGH & BOADEN, Pergamon Press and N.Y.)
- ARNTZ, W. E. (1978): Zielsetzung und Probleme struktureller Benthosuntersuchungen in der marinen Ökosystemforschung. Verh. der Gesellschaft für Ökologie. Kiel, 1977, 35-51.
- ARNTZ, W. E. (1979): Predation by demersal fish and its impact on the dynamics of macrobenthos. In: K. TENORE (Ed. Proc. Symp. on Dynamics of Marine Benthos, Belle Baruch Lib. in Mar. Sci. (im Druck)).
- ARNTZ, W. E., D. BRUNSWIG & M. SARNTHEIN (1976): Zonierung von Mollusken und Schill im Rinnensystem der Kieler Bucht (Westliche Ostsee). Senckenbergiana marit., 8, 189-269.
- AUGUSTIN, A. & K. ANGER (1974): Experimente zur Substratpräferenz von Capitella capitata (Fabricius). Kieler Meeresforsch. XXX, 28-36.
- BANSE, K. (1955): Über das Verhalten von meroplanktischen Larven in geschichtetem Wasser. Kieler Meeresforsch., XI, 188-200.
- BANSE, K. (1956): Über den Transport von meroplanktischen Larven aus dem Kattegat in die Kieler Bucht. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., XIV, 147-164.
- BAYNE, B. (1965): Growth and the delay of metamorphosis of the Larvae of Mytilus edulis (L.). Ophelia, 2 (1), 1-47.
- BLAKE, J. A. (1975): The Larval Development of Polychaeta from the Northern California Coast. III. Eighteen Species of Errantia. Ophelia, 14, 23-84.

- BOESCH, D. T. (1972): Species diversity of marine macrobenthos in Virginia area. *Chesapeake Sci.*, 13, 206-211.
- BONSDORF, E. (1979): Macrozoobenthic Recolonization of a Dredged Brackish-Water Bay in SW Finland. BMB Symposium (VI) Århus. (prel. manuscript).
- BOYSEN, H. O. (1976): Quantitative Untersuchungen am Hyperbenthos der Kieler Bucht. Rep. SFB 95, 2, 204 S.
- BOYSEN, H. O. (1975): Das Hyperbenthos in der Kieler Bucht - Zusammensetzung, Jahresgang und Verbreitung. Ber. dt. Wiss. Komm. f. Meeresf., 24, 151-171.
- BRUNSWIG, O. (1976): A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the Western Baltic. *Kieler Meeresforsch., Sonderheft* 3, 49-59.
- CRISP, D. J. (1964): The effects of the cold winter 1962/63 on the British marine fauna. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 10, 313-327.
- DARO, M. H. & P. POLK (1973): The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Neth. J. Sea Res.*, 6, 130-140.
- FIELD, I. A. (1922): Biology and exonomic value of the Sea Mussel *Mytilus edulis*. *Bull. Bureau Fish.*, XXXVIII, 127-259.
- FOSSHAGEN, A. (1965): Bunnetvertebratlarver over et Venussamfunn i Øresund, Diss. Univers. Bergen, 77 S. (unveröff.).
- GADGILL, M. & W. H. BOSSERT (1970): Life historical and consequences of natural selection. *Am. Nat.*, 104, 1-24.
- GADGILL, M. & O. T. SOLBRIS (1972): The concept of r- and K-selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106, 14-29.
- GRASSLE, J. F. & J. P. GRASSLE (1974): Opportunistic life histories and Genetic Systems in marine benthic polychaetes. *J. mar. Res.*, 32, 253-284.
- GRIPP, K. (1964): Erdgeschichte von Schleswig-Holstein. K. Wachholtz Verlag, Neumünster, 411, S.
- GUERIN, J.-P. (1977): La vie larvaire chez les Annelides Polychetes et les Mollusques (Bivalves et Gasteropodes). Etude eco-physiologique et experimentale. Thèse Universite D'Aix-Marseille II, 222 p.

- HANNERZ, L. (1956): Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae. n. fam. in the Gullmar fjord (Sweden). Zool. Bidr. Uppsala, 31, 1-204.
- HARTMANN - SCHRÖDER, G. (1971): Annelida, Borstenwürmer Polychaeta. In: F. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, VEB Gustav Fischer, Jena, 593 S.
- HEIP, C. (1974): A new index measuring evenness. J. mar. biol. Ass. U.K., 54, 555-557.
- HEMPEL, G. (1975): An interdisziplinäre marine project at the university of Kiel "Sonderforschungsbereich 95". Merentutkimuslait. Julk.- Havforskinst. Skr. 239, 162-166.
- HESTHAGEN, I. (1973): Diurnal and seasonal variations in the near-bottom fauna - the hyperbenthos - in one of the deeper channels of the Kieler Bucht (Western Baltic), Kieler Meeresforsch. XXIX, 116-140.
- JAECKEL, S., jun. (1952): Zur Ökologie der Molluskenfauna in der Westlichen Ostsee. Schriften Naturw. Ver. Schl.-Holst. 26, 18-50.
- JÖRGENSEN, C. B. (1946): Lamellibranchiata in: G. THORSON, Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the sound (Øresund). Medd. Komm. Danm. Fisk og Havunders., Ser. Plankton, IV.
- KÄNDLER, R. (1926): Muschellarven aus dem Helgoländer Plankton. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland, XVI (5), 1-8.
- KLEIN BRETELER, W. C. M. (1976): Migration of the shore crab, Carcinus maenas, in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 10, 338-353.
- KORN, H. (1958): Zur Unterscheidung der Larven von Marmothoe. Kinberg 1857. Kieler Meeresforsch., 14, 177-186
- KREBS, Ch. J. (1972): Ecology, Harper & Row, New York, 694 p.
- KREY, J. et al. (1978): Beobachtungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht: 1957-1975. Ber. IfM, Nr. 54, 1. Datenband.

- KRÜGER, K. (1940): Zur Lebensgeschichte der Cumacee Diastylis rathkei (Kröyer) in der Westl. Ostsee. Kieler Meeresforsch., 3, 374-402.
- KÜHLMORGEN-HILLE, G. (1963): Quantitative Untersuchungen der Bodenfauna in der Kieler Bucht und ihre jahreszeitlichen Veränderungen. Kieler Meeresforsch., XIX, 42 - 66.
- KÜHLMORGEN-HILLE, G. (1965): Qualitative und quantitative Veränderungen der Bodenfauna in der Kieler Bucht in den Jahren 1953-1965. Kieler Meeresforsch., XXI, 167-191.
- LENZ, J. (1977): Hydrographic conditions. In: G. RHEINHEIMER (Ed.) Microbial ecology of a brackish water environment. Ecol. Stud. 25, Springer Verl., Heidelberg.
- LEPPÄKOSKI, E. (1975): Assessment of Degree of Pollution on the Basis of Macrozoobenthos in Marine and brackish-Water Environment. Acta. Acad. Abo., Ser. B, 35, 1-90.
- LOHMANN, H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Kiel, 370 S.
- LOOSANOFF, V. L. & H. C. DAVIS (1963): Rearing of bivalve molluscs. Adv. mar. Biol., 1, 1-136.
- MAC ARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967): The theory of island biogeography. Princeton University Press, 203 p.
- MAC CALL, P. L. (1977): Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. J. Mar. Res., 35, 221-266.
- MARTENS, P. (1975): Über die Qualität und Quantität der Sekundär- und Tertiärproduzenten in einem marinen Flachwasser-Ökosystem der Westl. Ostsee. Diss. Univ. Kiel, 111 S.
- MEYER, H. U. (1975): Zur Ökologie und Produktivität von Bewuchsgemeinschaften auf neubesiedelten Hartsubstraten in der Kieler Bucht. Diss. Univers. Kiel, 1-116 S.
- MILEIKOWSKI, S. A. (1974): On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators. Mar. Biol., 26, 303-311.
- MUUS, K. (1973): Settling, Growth and Mortality of Young Bivalves in the Øresund. Ophelia, 12, 79-116.

- NAUEN, C. (1978): Populationsdynamik und Ökologie des Seesterns Asterias rubens in der Kieler Bucht. Rep. SFB 95, No. 40, 216 S.
- NICHOLS, F. H. (1975): Dynamics and energetics of three deposit feeding invertebrate populations in Puget Sound. Washington Ecol. Monographs, 45, 57-82.
- NICHOLS, F. H. (1977): Dynamics and production of Pectinaria koreni (Malmgren) in Kiel Bay, West Germany. In: Biology of Benthic Organisms, B.F. KEEGAN, P.O. CEIDIGH & P.J.S. BOADEN (Eds.), Pergamon Press, p. 453-463.
- OCKELMANN, K. W. (1958): Marine Lamellibranchiata. Medd. Grønland, 122 (4), 1-256.
- OCKELMANN, K. W. (1965): Developmental Types in Marine Bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. Proc. First Europ. Malac. Congr. (1962), 1965, 25-35.
- OCKELMANN, K. W. & K. MUUS (1978): The Biology, Ecology and Behaviour of the Bivalve Mysella bidentata (Montagu). Ophelia, 17, 1-93.
- OLIVE, P. J. W. (1978): The life history and population structure of the polychaetes Nephtys caeca and Nephtys hombergii with special reference to the growth rings in the teeth. J. mar. biol. Ass. U.K., 57, 133-150.
- OLIVER, J. S., P. N. SLATTERY, L. W. HULBERG & J. W. NYBAKKEN (1977): Patterns of Succession in benthic infaunal Communities following dredging and dredged material disposal in Monterey Bay. Dredged Material Research Program, Techn. Rep. D-77-27, 186 p.
- OSMAN, R. W. (1977): The establishment and development of a marine epifaunal community. Ecol. Monographs, 47, 37-63.
- PEARSON, T. H. (1972): The effect of industrial effluent from pulp and paper mills on the marine benthic environment. Proc. R. Soc., London, 180, 469-485.
- PEARSON, T. H. (1975): The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea Loch System on the west coast of Scotland. IV. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment. J. exp. mar. Biol. Ecol., 20, 1-41.

- PEARSON, T. H. & R. ROSENBERG (1976): A comparative study of the effects on the marine environment of wastes from cellulose industries in Scotland and Sweden. *Ambio.*, 5 (2), 77-80.
- PEARSON, T. H. & R. ROSENBERG (1978): Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16, 229-311.
- PIANKA, E. R. (1970): On r and K selection. *Am. Nat.*, 104, 592-597.
- PIANKA, E. R. (1972): r and K selection or b and d selection? *Am. Nat.*, 106, 581-588.
- POLLEHNE, F. (1977): Aspekte der räumlichen und zeitlichen Verteilung von Zooplanktonpopulationen in abgeschlossenen Wasserkörpern in der Kieler Bucht. *Rep. SFB*, 28, 77 S.
- RASMUSSEN, E. (1973): Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11, 462 S.
- REES, C. B. (1950): The identification and classification of Lamelli-branch larvae. *Hull Bulletins of Marine Ecology*, III, 19, 73-104.
- RICHTER, W. & H. RUMOHR (1976): Untersuchungen an Barnea candida (L.): Ihr Beitrag zur submarinen Geschiebemergelabrasion in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch., Sonderheft* 3, 82-86.
- RICHTER, W. & M. SARNTHEIN (1977): Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the Western Baltic Sea. *Biology of Benthic organisms*, B.F. KEEGAN, P.O. CEIDIGH & P.J.S. BOADEN (Eds.), Pergamon Press, p. 531-539.
- ROSENBERG, R. (1972): Benthic faunal recovery in a Swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. *OIKOS*, 23, 92-108.
- ROSENBERG, R. (1973): Succession in benthic macrofauna in a Swedish fjord subsequent to the closure of a sulphite pulp mill. *OIKOS*, 24, 244-258.
- ROSENBERG, R. (1976): Benthic faunal dynamics during secession following pollution abatement in a Swedish estuary. *OIKOS*, 27, 414-427.
- RUMOHR, H. (1979 a): Automatic camera observations on common demersal fish in the Western Baltic. *Meeresforsch.*, 27, 198-202.

- RUMOHR, H. (1979 b): Hydrographische Dauerregistrierungen bei Boknis Eck (20 m), Westliche Ostsee von 1975 - 1978, Rep. SFB 95, Nr. 42, 59 S.
- SACH, G. (1975): Zur Fortpflanzung des Polychaeten Anaitides mucosa. Mar. Biol., 31, 157-160.
- SAMTLEBEN, Ch. (1977): Klappenwachstum und Entwicklung von Größenverteilungen in Populationen von Mytilus edulis L., Meyniana, 29, 51-69.
- SANDERS, H. L. (1960): Benthic Studies in Buzzard Bay. III. The structure of the soft bottom community. Limnol. Oceanogr., 5, 138-153.
- SARNTHEIN, M. & W. RICHTER (1974): Submarine Experiments on Benthic Colonization of Sediments in the Western Baltic Sea. I. Technical Layout. Marine Biology, 28, 159-164.
- SCHEIBEL, W. & H. RUMOHR (1979): Meiofaunaentwicklung auf künstlichen Weichböden in der Kieler Bucht. Helgoländer wiss. Meeres-unters., 32, 305-312.
- SCHOMANN, H. (1977): Qualitative und quantitative Untersuchungen an der erranten Vegetationskomponente im Phytobenthos der Westlichen Ostsee. Dipl. Arbeit, Kiel.
- SCHRAMM, W. (1978): Die ökophysiologische Analyse benthischer mariner Ökosysteme: in situ-Methoden und interdisziplinäre Wege. Verh. Ges. Ökol. Kiel, 1977, S. 53-58.
- SEED, R. (1968): Factors influencing shell shape in the mussel Mytilus edulis. J. mar. biol. Ass. U.K., 48, 561-584.
- SHANNON C. E. & W. WEAVER (1963): The mathematical theory of Communication. Urbana.
- SMETACEK, V. (1978): Die Jahressukzession des Phytoplanktons: Ursache und Bedeutung für das marine Ökosystem. Verh. Ges. Ökol. Kiel, 1977, S. 23-28.
- STICKNEY, R. & D. PERLMUTTER (1975): Impact of Intracoastal Waterway Maintenance Dredging on a mud Bottom Benthos Community. Biol. Conserv., 7, 211-226.
- STRESEMANN, E. (1967): Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbellose I, VEB Volk und Wissen, Berlin, 494 S.

- SUTHERLAND, J. P. & R. H. KARLSON (1977): Development of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monographs*, 47, 425-446.
- TENORE, K. (1975): Detrital utilization by the Polychaete Capitella capitata. *J. mar. Res.*, 35, 261-274.
- THORSON, G. (1946): Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund). *Medd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders.*, Ser. Plankton, IV.
- THORSON, G. (1949): Reproductive and larval ecology of marine Bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25, 1-45.
- THORSON, G. (1961): Length of Pelagic Larval life in marine Bottom invertebrates as related to Larval transport by Ocean Currents. *Oceanography, Am. Ass. Adv. Sci.*, 455-474.
- VALENTIN, C. & K. ANGER (1977): In-situ Studies on the life Cycle of Diastylis rathkei (Cumacea:Crustea). *Mar. Biol.*, 39, 71-76.
- WATTENBERG, H. (1949): Die Salzgehaltsverteilung in der Kieler Bucht und ihre Abhängigkeit von Strom- und Wetterlage. *Kieler Meeresforsch.*, 6, 17-30.
- WEFER, G. und wiss. Tauchgruppe Kiel (1976): Topographie und Sedimente im "Hausgarten" des Sonderforschungsbereichs 95 der Universität Kiel (Eckernförder Bucht, Westl. Ostsee), *Meyniana*, 26, 3-7.
- WERNER, B. (1939): Über die Entwicklung und Artunterscheidung von Muschellarven des Nordseeplanktons, unter besonderer Berücksichtigung der Schalenentwicklung. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, LXVI (1), 1-54.
- ZIEGELMEIER, E. (1962): Die Muscheln (Bivalvia) der deutschen Meeresgebiete. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 6, 1-56.
- ZIEGELMEIER, E. (1964): Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 10, 277-282.
- ZIEGELMEIER, E. (1966): Die Schnecken (Gastropoda, Prosobranchia) der deutschen Meeresgebiete und brackigen Küstengewässer. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 13, 1-61.
- ZIEGELMEIER, E. (1970): Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigung durch "katastrophale" Umwelteinflüsse. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 21, 9-20.

Eidesstattliche Versicherung

Hiermit versichere ich an Eides statt, daß ich diese Arbeit selbständig und nur unter Zuhilfenahme der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe.

ANHANG 1

Berichtigungen zum Mollusken-Teil im Buch "Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates" (JØRGENSEN in THORSON, 1946), gegeben von Dr. K. W. OCKELMANN gelegentlich des Interskandinavischen Kurses 1963 in Helsingør.

Anomia squamula	richtig
Pecten septeiradius	muß heißen P. opercularis
Pecten opercularis	" " Anomia patelliformis
Pecten striatus	richtig
Lima loscombi	"
Mytilus edulis	"
Modiola adriaticus	hat pelagische Larven
Modiolaria marmorata	richtig (Musculus marmoratus)
Montacuta bidentata	"
" ferruginosa	Fig. B + C richtig, A ?
Cardium fasciatum	richtig
" edule	Fig. B richtig, Fig. A könnte C. lamarcki sein
Cyprina islandica	muß heißen Cardium minimum
Venus gallina	" " Cyprina islandica
Macoma calcarea	hat pelagische Larven
" baltica	Fig. A: Macoma calcarea B: Tellina fabula C: Macoma sp.
Syndosmya sp.	Fig. A: Syndosmya nitida (Abra nitida) B: "
Tellina sp.	Fig. A: Syndosmya ? B: " nitida C: Tellina tenuis
Cultellus pellucidus	richtig (Phaxas pellucidus)
Spisula subtruncata	Fig. A + B: Spisula sp. C: Spisula subtruncata D: " elliptica E: " sp. F: " subtruncata
Arcinella plicata	muß heißen Corbula (Aloidids) gibba
Saxicava rugosa	richtig
" arctica	"
Mya arenaria	"
" truncata	"
Corbula gibba	muß heißen Cardium sp., viell. echinatum
Zirphaea crispata	Mischung von Zirphaea cr. u. Barnea candida
Pholas candida	muß heißen Ph. dactylus
Teredo megotara	richtig
" navalis	"

L e b e n s l a u f

11. 3. 1947 geboren in Hamburg als Sohn des kaufmännischen Angestellten Johannes Rumohr und seiner Ehefrau Liselotte, geb. Habenicht
- 1954 - 1967 Besuch der Waldorfschulen in Hamburg-Nienstedten und -Wandsbek
- 1967 Ablegung der Reifeprüfung (extern)
- 1967 - 1969 Studium der Biologie und Naturwissenschaften an der Universität Göttingen
- 1969 - 1974 Studium der Biologie mit Schwerpunkt Meereskunde/ Fischereibiologie an der Universität Kiel
- ab 1970 Mitglied der wiss. Tauchgruppe der Universität Kiel
- 1974 Diplom in den Fächern Fischereibiologie, Zoologie und Botanik
- Forschungstaucherprüfung
- Heirat mit der Ärztin Agathe Schmierer
- ab 1974 wiss. Angestellter im Sonderforschungsbereich 95 "Wechselwirkung Meer - Meeresboden" an der Universität Kiel
- 1975 - 1978/79 Organisation und Betreuung des "Benthosgarten"-Projekts
- 1978 Geburt der Tochter Johanna Friederike
- ab 1979 Convener der working group 11/12 ("Secondary-Production") im Rahmen der Baltischen Marinen Biologen (BMB)
- 1980 Geburt des Sohnes Till Adrian
- Meldung zur Promotion

Meine akademischen Lehrer waren:

in Göttingen: Ax, Brockmann, Fiepho, Pirson, Ellenberg, Flammersfeld, Glemser, Koch, Schmidt-König

in Kiel: Dietrich, Gessner, Graßhoff, Hempel, Jankowsky, Krause, Krey, Lenz, Nellen, Ohle, Remane, Siedler, Schlieper, Schuster, Schwenke, Thurow